

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

О. Г. ОВЧИННИКОВА

**МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ
САМЦОВ ДВУКРЫЛЫХ
BRACHYCERA-ORTHORRHINA
(DIPTERA)**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 190

О. Г. ОВЧИННИКОВА

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ
САМЦОВ ДВУКРЫЛЫХ
BRACHYCERA-ORTHORRHINA
(DIPTERA)

Под редакцией Э. П. Нарчук

ЛЕНИНГРАД
1989

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD
VOL. 190

O. G. Ovtshinnikova

MUSCULATURE OF THE MALE GENITALIA
IN BRACHYCERA-ORTHORRHAPHA
(DIPTERA)

Edited by *E. P. Nartshuk*

Главный редактор:

Директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

*Я. И. Старобогатов, В. В. Хлебович, Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин,
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская,
В. А. Тряпцын, И. М. Фокин, С. Я. Цалолихин*

Рецензенты:

А. А. Стекольников, В. Н. Танасийчук

УДК 595.772:591.4

Изучался комплекс признаков мускулатуры гениталий. Описывается мускулатура гениталий самцов у 47 видов двукрылых 19 семейств, из которых 12 относятся к Brachycera-Orthorrhapha и 7 к другим филетическим ветвям отряда. Проводится сравнение мускулатуры гениталий между разными представителями внутри каждого семейства, а также сравнение разных семейств и надсемейств. Показаны эволюционные изменения в структурах гениталий и их функциях. Сопоставлены данные по системе и филогении, вытекающие из изученного материала, с системами подотряда, предложенными разными авторами. Работа иллюстрирована рисунками (227 рис.).

М $\frac{2001060000-02}{055(02)3-89}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1989

ПРЕДИСЛОВИЕ

Двукрылые — один из четырех крупнейших отрядов современных насекомых. По числу видов он занимает третье место среди насекомых после Coleoptera и Hymenoptera. Предполагается, что мировая фауна составляет от 150 до 250 тыс. видов, а на территории СССР обитает около 30 тыс. видов двукрылых. Отряд Diptera разделяют на 130—140 семейств, из них в фауне СССР известно около 110 семейств.

В большинстве экосистем двукрылые имеют высокую численность, начиная с юры. Их биоценотическая роль в современных наземных и пресноводных экосистемах весьма велика. Большая часть личинок Diptera — деструкторы. Трофическая обработка отмершей органики растительного и животного происхождения, возможно, наиболее важная биоценотическая функция двукрылых. Для хозяйственной деятельности человека серьезное отрицательное значение имеют массовые кровососущие и синантропные двукрылые, переносящие многие заболевания человека и домашних животных (малярия, туляремия, кишечные инфекции и другие), вредители сельскохозяйственных растений и паразиты домашних животных (оводы и другие). Велика также полезная роль двукрылых как опылителей растений и как хищников и паразитов многих других вредителей сельского и лесного хозяйства, поэтому выяснение системы и филогении двукрылых имеет не только теоретический, но и практический интерес.

Вряд ли вызовет возражение утверждение, что морфология поставляет наибольший объем информации для эволюционных и филогенетических построений. В разработке системы Diptera можно выделить несколько этапов и проследить, как в круг внимания исследователей включались признаки все большего числа структур имаго, а, впоследствии, и преимгинальных стадий. Это вело к обогащению фактологической основы систематики отряда. Первоначально для выделения групп семейственного ранга использовалось почти исключительно жилкование крыльев. Начиная с работ Х. Лёва (H. Loew, 1807—1878), в сферу интересов систематиков были введены признаки хетотаксии головы и груди. В дальнейшем стали использовать структуры генитального аппарата самцов, первоначально преимущественно для видовой диагностики. Генитальные сегменты, собственно копулятивный аппарат и вовлеченные в трансформации прегенитальные сегменты брюшка образуют у двукрылых сложную структуру. Сложность устройства терминалий брюшка обеспечивает, по мнению ряда авторов, большой объем информации (множественность признаков)

и большую точность выявления возможных параллелизмов и конвергенций. При изучении генитального аппарата самцов последовал процесс быстрого накопления новой информации, и это дало основу для использования этой группы признаков не только для диагностики, но и для решения таксономических и филогенетических проблем (Hennig, 1958; Городков, 1972; Griffiths, 1972; Нарчук, 1977). В работе Гриффитса заключения о системе высших двукрылых (Cyclogharpha) основаны преимущественно на признаках гениталий и прегенитальных структур самцов.

Однако функциональная сторона долго игнорировалась исследователями. Широкое использование признаков генитального аппарата самцов в таксономических работах на разных уровнях и в филогенетических построениях привело к настоящей необходимости морфофункционального анализа генитальных структур двукрылых. Только с 50-х — 60-х годов нашего века публикуется ряд работ с описанием мускулатуры гениталий отдельных видов и в немногих семействах (Bonhag, 1951; Neumann, 1958; Trehen, 1962, 1971; Bährmann, 1966; Ulrich, 1972, 1974, 1975, 1983; Hennig, 1976). Хенниг (Hennig, 1973) отмечал, что сравнительное изучение мускулатуры постабдомена на самой широкой основе — настоящей задачей будущего.

Следует отметить, что изучение мускулатуры (морфологии и топографии мышц) не только генитальных сегментов, но и других частей тела дает часто ценные признаки для установления родственных связей. Упомяну здесь работы Ларсена (Larsen, 1945a, 1945b) и Микколейта (Mickoleit, 1966), обнаруживших в мускулатуре груди и ног признаки, которые считают важными синапоморфиями, подтверждающими монофилию Mecopteroidea — группы, включающей Mecoptera, Diptera, Trichoptera и Lepidoptera.

В отряде Lepidoptera морфофункциональный анализ гениталий привел к перестройке системы и переоценке филогенетических отношений высших таксономических категорий и внутрисемейственных групп (Кузнецов, Стекольников, 1973, 1976, 1984; Razowski, 1976; Тихомиров, 1979 и др.). Он оказался перспективным для оценки таксономической структуры группы и понимания путей ее филогенеза, а черты внутреннего строения (топография мускулатуры) могут, как полагает Стекольников (1968), использоваться как диагностические признаки.

Настоящая работа представляет собой первую сводку по строению мускулатуры гениталий самцов с достаточно широким охватом семейств, основанную почти исключительно на исследованиях автора. Для исследования выбраны прямошовные двукрылые. Brachycera Orthogharpha — одна из хорошо очерченных групп Diptera. В работе описана мускулатура гениталий самцов 12 семейств Brachycera Orthogharpha и 7 семейств из других филетических ветвей отряда. Ничего аналогичного в мировой литературе по двукрылым нет. Автору удалось не только получить большой и принципиально новый фактический материал, но и показать, что морфофункциональный анализ гениталий самцов как метод исследования может с успехом использоваться на разных уровнях таксономической иерархии. Метод, к сожалению, имеет и ограничения чисто технического

порядка. Для анатомирования под биноклем необходимы насекомые относительно крупного размера, а среди *Diptera* очень много мелких и мельчайших организмов. Реконструкции топографии мышц по микроскопическим срезам — работа необычайно трудоемкая и вряд ли выполнимая в том объеме, который необходим для таксономических исследований. Следует учитывать также, что несмотря на достаточно широкий круг изученных семейств, еще не имеется полной информации по всему отряду, поэтому оценка значимости признаков мускулатуры может рассматриваться еще как провизорная и в дальнейшем может меняться. В макросистематике и макрофилогении оценка таксономической и филогенетической значимости признаков обычно производится по их распространению в изучаемой группе организмов «апостериорное взвешивание признаков» (по Белогурову, 1981).

Фактический материал, приведенный в книге, с расширением работ по изучению мускулатуры гениталий будет приобретать большую ценность. Он представляет несомненный интерес для выявления филогенетических связей в отряде *Diptera*, его таксономического членения и эволюционных построений.

Э. П. Нарчук

ВВЕДЕНИЕ

Все энтомологические исследования, в том числе и исследования в области диптерологии, определяющиеся требованиями народного хозяйства и здравоохранения, строятся непременно на основе знаний систематики и филогении. С успешной разработкой проблем этих фундаментальных дисциплин тесно связана эффективность всех дальнейших исследований.

В работе изучались двукрылые, по старой традиционной классификации относящиеся к подотряду *Brachycera—Orthorrhapha* или инфраотряду *Asilomorpha* в понимании Б. Б. Родендорфа (1964, 1977, 1980). Они представляют собой большую группу семейств, система которых, а также и филогенетические отношения между ними еще недостаточно разработаны. В состав *Brachycera—Orthorrhapha* входят семейства различного исторического возраста и весьма разнообразные морфологически и биологически. Эта группа включает древнейших короткоусых двукрылых. Они господствовали в юре и были в это время уже достаточно разнообразны (В. Г. Ковалев, 1979, 1981; Н. С. Калугина, В. Г. Ковалев, 1985). В. Г. Ковалев (1979, 1981) относит к юре не только расцвет рагионоидов и табаноидов, но считает, что к концу юры появились *Bombylioidea*, *Asiloidea* и *Empidoidea*. Короткоусые прямошовные двукрылые занимают промежуточное положение между так называемыми длинноусыми и короткоусыми круглошовными двукрылыми, поэтому уточнение системы и филогенеза этой группы семейств крайне важно для более глубокого понимания эволюции всего отряда *Diptera*.

К *Brachycera—Orthorrhapha* относятся такие важные в хозяйственном отношении группы, как слепни (*Tabanidae*) — кровососы, ктыри (*Asilidae*) — хищники, жужжала (*Bombyliidae*) — хищники и паразиты вредных насекомых.

Для выяснения родственных отношений и построения классификационных схем требуется провести синтез различных данных. При этом важнейшую роль играют сравнительно-морфологические и морфофункциональные исследования, которые предоставляют данные о преобразовании морфологических структур. Но далеко не все системы органов исследованы достаточно. Морфология имаго представляет наиболее удобную основу для построения системы любой группы насекомых и выяснения филогенетических отношений различных таксонов. В последние десятилетия в отряде двукрылых признаки генитальных структур широко при-

меняются в таксономической практике как на видовом уровне, так и для обоснования выделения таксонов высокого ранга, а также для анализа родственных отношений на различных уровнях. Структура гениталий самцов считается надежным критерием при определении степени родства. Генитальные структуры дают четкие и мало подверженные индивидуальной изменчивости признаки.

Скелет генитального сегмента самцов двукрылых очень сильно усложнен по сравнению с обычным средним сегментом брюшка, что связано с копулятивной функцией, которую он выполняет. Вследствие сложности гениталий различия в них более резкие, чем в других наружных признаках. Усложнение скелета генитального сегмента относительно прегенитальных сегментов брюшка ведет к усложнению, дифференциации и специализации мускулатуры гениталий. Однако обычно изучается только скелет гениталий без мускулатуры, не выясняется функциональное значение структур. Подход к оценке функционального значения структур гениталий может дать изучение мускулатуры, с помощью которой осуществляется движение их отдельных частей.

Морфофункциональный подход с изучением мускулатуры гениталий самцов оказался весьма перспективным для уточнения классификации и филогении в отряде *Lepidoptera* (В. И. Кузнецов, А. А. Стекольников, 1973, 1976, 1977а, б, 1978а, б, 1979а, б, 1981, 1984а, б). На основе морфофункционального анализа мускулатуры и скелета гениталий самцов с учетом других признаков строения имаго, гусениц и куколок были значительно преобразованы системы многих надсемейств *Lepidoptera*. Они существенно отличаются от ранее предложенных систем для этих надсемейств как составом таксонов ранга триба—семейство, так и трактовкой филогенетических отношений между ними. Кроме того, исследование мускулатуры и функционирования гениталий самцов с учетом других признаков, характеризующих таксоны ранга семейство—подотряд, позволило предложить новую систему *Lepidoptera* и проследить эволюцию инфраотрядов чешуекрылых (В. И. Кузнецов, А. А. Стекольников, 1978б).

Сравнительно-морфологические исследования скелета и особенно мускулатуры гениталий самцов двукрылых представляют ценную информацию о родственных связях таксонов высокого ранга. Не случайно Хенниг (Hennig, 1976b) при изучении происхождения круглошовных мух опирался на этот комплекс признаков как наиболее перспективный в анализе филогенетических отношений. Тем не менее работ, посвященных сравнительной морфологии мышечного аппарата гениталий самцов двукрылых, крайне мало, а среди *Brachycera*—*Orthorrhapha* они охватывают представителей немногих семейств. Хенниг (Hennig, 1936) изучил мускулатуру гениталий самцов одного представителя семейства *Asilidae* — *Dioctria* sp., однако в этой работе отмечены только достаточно мощно развитые мышцы. Хенниг (Hennig, 1976b) также описал мускулатуру гениталий самцов 1 вида *Rhagionidae* — *Rhagio scolopaceus* L. Бонагом (Bonhag, 1951) очень подробно была изучена мускулатура гениталий самцов 2 видов *Tabanidae* — *Tabanus americanus* Forst и *Tabanus sulcifrons* Macq., но сравнение с мускулатурой гениталий самцов других семейств двукрылых Бонаг не проводил.

Наиболее подробно мускулатура гениталий самцов изучена в надсемействе Empidoidea — семействах Empididae и Dolichopodidae. Нужно отметить работы Трехена (Tréhen, 1962, 1971) по функциональной морфологии гениталий самцов Empididae, в них описывается мускулатура гениталий самцов нескольких видов из родов *Hilara*, *Empis* и *Rhamphomia* и проводится сравнение между ними. Ульрих (Ulrich, 1972, 1975, 1988) описал мускулатуру гениталий самцов 4 видов Empididae — *Empis borealis* L., *Wiedemannia ouedorum* Vaillant, *Chelifera precabunda* Collin и *Microphor holosericeus* Mg. В этих работах он провел сравнение мышц гениталий самцов описанных видов с представителями других семейств двукрылых.

Берманн (Bährmann, 1966) изучил мускулатуру гениталий самца *Dolichopus* Latr. В работах Ульриха (Ulrich, 1974, 1977, 1983) дается описание мышц гениталий самцов нескольких видов Dolichopodidae — *Argyra auricollis* Mg., *Rhaphium ensicorne* Mg., *Sciapus platypterus* F., *Neurigona quadrifasciata* F., *Dolichopus unguatus* L., *Medetera truncorum* Mg., *Trinophilus flavipalpis* Ztt., а также проводится сравнение мышц гениталий Dolichopodidae с мышцами гениталий представителей других семейств и устанавливается гомология между мышцами гениталий разных семейств.

Среди остальных двукрылых мускулатура гениталий самцов изучалась также лишь в нескольких семействах. Нойманн (Neumann, 1958) описал мускулатуру гениталий самцов *Trichocera annulata* Mg. (Trichoceridae) и *Tipula paludosa* Mg. (Tipulidae). Хенниг (Hennig, 1976a, b) изучил мускулатуру гениталий самцов *Lonchoptera lutea* Panzer (Lonchopterigidae), *Delia platura* Mg. и *Fucellia tergina* Ztt. (Anthomyiidae), а также провел сравнение с представителями других семейств. Зальцер (Salzer, 1968) изучил мускулатуру гениталий самцов *Calliphora erythrocephala* Mg. (Calliphoridae), Зака-ар-Раб (Zuka-ur-Rab, 1979, 1980) описал мышцы гениталий *Sphaerophoria indiana* Big (Syrphidae) и *Aedes aegypti* L. (Culicidae), однако Зальцер и Зака-ар-Раб специальных сравнений мускулатуры гениталий самцов двукрылых разных семейств не проводили.

Автором были опубликованы описания мускулатуры гениталий самцов нескольких семейств двукрылых (О. Г. Афанасьева, 1980; О. Г. Овчинникова, 1983, 1986а, б, 1987а, б). Со времени опубликования этих статей был накоплен новый материал по мускулатуре гениталий самцов многих семейств и надсемейств двукрылых. В связи с тем, что в разных семействах двукрылых по традиции для одних и тех же склеритов гениталий использовали разные названия, необходимо было установить единообразие в наименованиях. В этой работе по сравнению с предыдущими публикациями изменены некоторые названия склеритов гениталий, номера и названия мышц, а также в двух случаях уточнены названия видов. Название вида *Solva ussuriensis* Pleske (О. Г. Овчинникова, 1983) уточнено как *Solva moiwana* Matsumura, *Craspedometopon frontale* Kertész (О. Г. Овчинникова, 1986б) как *Kolomania pilosa* Pleske.

Группа двукрылых Brachycera—Orthorrhapha была выбрана для исследования на основании следующих посылок: 1) Brachycera—Orthorrhapha достаточно разнообразная группа, включает много семейств,

большинство из них хорошо представлено в фауне СССР, что важно для получения свежего материала; 2) разные авторы предлагают различные системы Brachycera—Orthorrhapha, не ставя под сомнение естественность этой группы, но придавая ей разный ранг; 3) мухи этой группы имеют достаточно крупные размеры, что имеет значение при методике ручного анатомирования.

В работе не рассматривается мускулатура гениталий самцов Empidoidea. Надсемейство Empidoidea объединяет 2 семейства — Empididae и Dolichopodidae. Empididae, в свою очередь, в последнее время часто делят на 4 семейства: Hybotidae, Atelestidae, Empididae, Microphoridae (Chvála, 1981). В старых системах Empidoidea часто группировались с Asiloidea, теперь некоторые авторы сближают их с Cyclorrhapha или рассматривают как обособленную группу. Гениталии самцов как Empididae, так еще и в большей степени Dolichopodidae, сильно модифицированы и специализированы, что затрудняет сравнение их с гениталиями самцов других надсемейств Brachycera—Orthorrhapha. Кроме того, как упоминалось выше, мускулатура гениталий самцов в надсемействе Empidoidea изучена более подробно, чем в остальных группах.

Основной метод изучения — ручное анатомирование под биноклем. Е. Н. Павловский (1957) отмечал, что несмотря на развитие методики микроскопического исследования метод ручного анатомирования насекомых не потерял своего значения. При некоторых исследованиях микроскопический метод с реконструкциями бывает очень непроизводителен, он занимает значительно больше времени, чем удачно проведенное вскрытие насекомого ручным методом. К таким исследованиям относится изучение мускулатуры гениталий самцов двукрылых.

Для анатомирования использовались насекомые, содержащиеся перед этим в 70° спирте. Вскрытие двукрылых производилось в воде под биноклем МБС-1. Вскрывалось несколько экземпляров каждого вида, поэтому в основном изучались только массовые виды. Очень существен размер мух: при методике ручного анатомирования двукрылые должны быть достаточно крупными. Со всем этим связано то, что у представителей некоторых семейств, виды которых не встречаются в СССР или очень редки, мускулатура гениталий не была изучена.

Материал для исследования был собран в Южном Приморье, в Казахстане, на Северном Кавказе (Тебердинский государственный заповедник), в Белгородской области (учлесхоз «Лес на Ворскле») и в Ленинградской области (пос. Синявино). Места сбора анатомированных экземпляров указаны в функционально-анатомических обзорах. В основном анатомированный материал относится к сборам автора, и в этих случаях фамилия сборщика не указывается. За предоставление материала по семейству Mydidae (*Perissocerus transcaspicus* Ports.) автор приносит благодарность В. Г. Каплину (Репетекский государственный заповедник). Автор чрезвычайно признателен профессору Монту Казье (США, Аризонский государственный университет) за любезно присланный материал по семейству Apioceridae.

Материал в основном был определен автором. Виды семейства Asilidae определены В. А. Рихтер, за что автор выражает ей глубокую благодарность.

Для обозначения мышц используются номера. В предыдущих работах автора (О. Г. Афанасьева, 1980; О. Г. Овчинникова, 1983, 1986а, б, 1987а, б) были предложены латинские названия мышц. Они давались по наименованию склеритов, к которым эти мышцы прикрепляются. В случаях, если с одними и теми же склеритами связаны несколько пар мышц, в их латинские названия включались дополнительные определения. Подобным образом обозначаются и называются мышцы гениталий самцов в работах В. И. Кузнецова и А. А. Стекольников (1973, 1976, 1977а, б, 1978а, б, 1979а, б, 1981, 1984а, б) и Зальцера (Salzer, 1968).

По мере изучения мускулатуры гениталий большего числа семейств двукрылых и накопления материала, находились все новые мышцы, отмечалось все больше случаев расщепления мышц, и латинские названия мышц оказывались уже слишком громоздкими, неудобными. В результате, наряду с довольно простыми названиями (такими как *Mm. cerco-proctigerales*), часто получались названия типа — *Mm. hypandrio—epandriales transversales*, *Mm. sternotergales intersegmentales minores*, *Mm. endofalloapodemo—dorsoprocepsiobasistylares basales*, *Mm. dorsoprocepsiobasistylares hypandriales* и т. д. Использовать эти названия для работы становилось, по меньшей мере, нерационально, да и вряд ли возможно. Кроме того, выявилось много случаев смены мест прикрепления мышц, изменения степени их развития. Таким образом, одни и те же мышцы разных групп двукрылых, обозначенные одним номером, часто переставали соответствовать своим латинским названиям, данным первоначально по какой-то одной группе двукрылых, поэтому автор был вынужден отказаться от латинских названий мышц, и в данной работе используются только номера. Также только номерами обозначены мышцы в работах Хеннига (Hennig, 1936, 1976а, б), Трехена (Tréhen, 1962, 1971), Ульриха (Ulrich, 1972, 1974, 1975, 1977, 1983, 1988) и Берманна (Bährmann 1966).

Обозначения на рисунках 1—227:

адм — админикулум, *ачэд* — аподема чехла эдеагуса, *аз* — аподема эякулятора, *азд* — аподема эдеагуса, *бс* — базистили, *вдс* — внутренние дистистили, *вп* — вентральная пластинка чехла эдеагуса, *г* — гипандрей, *дм* — дорсальный мост, *до* — дорсальные отростки базистилей, *дп* — дорсальная пластинка чехла эдеагуса, *дс* — дистистили, *М1—М59* — мышцы, *ндс* — наружные дистистили, *па* — периандрей, *пр* — проктигер, *пэ* — проток эякулятора, *сп* — семенная помпа, *сс* — синстернит, *ст* — стернит, *т* — тергит, *тм* — теломеры, *ц* — церки, *чэд* — чехол эдеагуса, *эд* — эдеагус, *эо* — эякуляторные острия, *эл* — эпандрей, *эс* — эякуляторные склериты.

ГЛАВА 1

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ В НАДСЕМЕЙСТВЕ STRATIOMYIOIDEA

Stratiomyidae вместе с Solvidae объединяют в надсемейство Stratiomyioidea. Эта группа характеризуется значительным сходством в морфологии имаго и личинок (Hennig, 1967, 1973, Nagatomi, 1977, Rozkošný, 1982). Ранее Solvidae включались в состав семейства Stratiomyidae и рассматривались в качестве подсемейства наравне с другими его подсемействами (Lindner, 1936), однако позднее их стали рассматривать как отдельное семейство. Было найдено, что у имаго и личинок имеются существенные различия, выходящие за пределы различий между подсемействами Stratiomyidae (Nagatomi, 1977, 1984; Rozkošný, 1982). В частности, значительные отличия имеются в строении гениталий самцов Stratiomyidae и Solvidae: в гениталиях самцов Solvidae дистистили отсутствуют, парамеры не слиты с эдеагусом в базальной части, базистили имеют неподвижные выросты.

Классификация семейства Stratiomyidae все еще представляет собой предмет дискуссий, не до конца выяснены филогенетические отношения подсемейств (McFadden, 1972; Hennig, 1973; James, 1981; Rozkošný, 1982, 1983). Роскошный (Rozkošný, 1982), рассматривая европейские виды, разделяет Stratiomyidae на 6 подсемейств: Beridinae, Sarginae, Stratiomyinae, Clitellariinae, Hermetiinae и Pachygasterinae. Подсемейство Hermetiinae представлено в Европе единственным завезенным видом.

По мнению Роскошного (Rozkošný, 1982) Beridinae, Sarginae и Pachygasterinae представляют собой четкие группы, каждая из которых легко отличается серией признаков. По поводу границ и подразделений Stratiomyinae и Clitellariinae до сих пор существуют различные мнения. Мак-Фадден (McFadden, 1967) выделил новое подсемейство Nemotelinae. Это разделение было поддержано Хеннигом (Hennig, 1973), но Джеймс (James, 1973, 1975) и Роскошный (Rozkošný, 1982, 1983) не приняли его, включая Nemotelini в Clitellariinae как трибу. Комплекс признаков гениталий самца исследован у Stratiomyioidea достаточно хорошо, но строение и функционирование мускулатуры гениталий самцов в этой группе не изучалось.

Изучена мускулатура гениталий у 15 видов: одного из семейства Solvidae и 14 видов из 5 подсемейств Stratiomyidae (Beridinae, Sarginae, Stratiomyinae, Clitellariinae и Pachygasterinae). Описание мускулатуры и рисунки даны для 7 видов Stratiomyidae.

1.1. СЕМЕЙСТВО SOLVIDAE

Гениталии самцов Solvidae образованы IX и последующими сегментами брюшка (Rozkošný, 1973). IX тергит имеет вид дорсальной пластинки, называемой эпандрием. Эпандрий на анальном конце несет проктигер и пару церок. Кроме того, эпандрий иногда имеет выросты, так называемые сурстили. Вентральная часть гениталий образована синстернитом — сросшимися гипандрием и базистилиями. Дистистили у Solvidae отсутствуют. Базистили имеют неподвижные выросты, часто называемые дистистилиями (Rozkošný, 1973, 1982), однако эти выросты не имеют подвижного сочленения с базистилиями и, вероятно, не являются образованиями, которые принято обычно называть дистистилиями. Эдегальный комплекс включает чехол эдегуса, эдегус и латеральные парамеры, не сросшиеся с эдегусом базально.

Solva moiwana Matsumura (рис. 1—3)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 5—27.VI.1980—1982.

С эдегальным комплексом у этого вида связаны 2 пары мышц — синергистов *M1* и *M2*. Места прикреплений как вершин, так и оснований *M1* и *M2* расположены очень близко друг от друга, в результате мышцы производят одинаковое действие. Ретракторы чехла эдегуса — *M1* — связывают середину аподемы чехла эдегуса и середину синстернита. При сокращении эти мышцы втягивают чехол эдегуса и прижимают его к гипандрию. Парные мышцы *M2* — синергисты *M1* — прикрепляются к латеральной части аподемы чехла эдегуса и к латеральной части синстернита. Антагонистов этих мышц — протракторов чехла эдегуса, выдвигающих чехол эдегуса — у *Solva moiwana* нет, следствие этого — небольшая подвижность чехла эдегуса.

Мышцы, обеспечивающие подвижность дистистилей, у *S. moiwana* отсутствуют. Сильные парные флексоры гипандрия *M33* идут от мощных выростов базистилей к середине синстернита. Сокращаясь, эти мышцы прижимают выросты базистилей к синстерниту. Эти выросты удерживают брюшко самки при спаривании.

Выросты базистилей не имеют сочленения с базистилиями, а также характерных приводящих и отводящих мышц дистистилей *M27* и *M28*. Видимо, эти выросты не следует называть дистистилиями, хотя они, несомненно, выполняют обычные функции дистистилей.

В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — *M5¹* и *M5²*, чем обеспечивается жесткая связь между гипандрием и эпандрием. Парные мышцы *M5¹* прикрепляются к середине эпандрия и к латеральной области гипандрия. Парные мышцы *M5²* связывают базальную область эпандрия с дорсальными отростками базистилей. При сокращении мышц *M5¹* и *M5²* в совокупности производится действие, аналогичное действию мышц *M5* у видов семейства Stratiomyidae, т. е. они прижимают гипандрий к эпандрию.

В группу эпандриальных мышц входят 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* прикрепляются к проктигеру и к дистальной области

эпандрия. При их сокращении проктигер втягивается. Ретракторы церок $M29$ связывают базальную область проктигера с базальным краем церок. При сокращении они втягивают церки. Сурстили не имеют собственных мышц.

К группе интерсегментных мышц относятся 5 пар — $M18$, $M19^1$, $M19^2$, $M20^1$, $M20^2$. С их помощью осуществляется тесная связь гениталий с прегенитальными сегментами. Непарный ретрактор эпандрия $M19^1$ прикрепляется к середине базального края эпандрия и к VIII тергиту. Сокращаясь, этот мускул втягивает эпандрий. Ретракторы эпандрия $M19^2$ идут от латеральной части базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Действие этих мышц аналогично действию $M19^1$. Ретракторы гипандрия $M18$ связывают середину базального края гипандрия с VIII стернитом. При сокращении мышцы втягивают гипандрий. Ретракторы гипандрия $M20^1$ тянутся от середины базального края гипандрия к латеральной области VIII тергита несколько латеральнее места прикрепления $M18$. При сокращении эти мышцы втягивают гипандрий и несколько отводят его от эпандрия. Парные мышцы $M20^2$ — синергисты $M20^1$ прикрепляются к латеральной части базального края гипандрия и к VIII тергиту.

1.2. СЕМЕЙСТВО STRATIOMYIDAE

Генитальный аппарат самцов Stratiomyidae образован следующими склеритами. Дорсальную сторону гениталий представляет эпандрий с проктигером и парными церками. Так же, как у Solvidae, эпандрий иногда имеет выросты — сурстили. Вентральная часть гениталий — синстернит — обычно более компактная по сравнению с Solvidae, состоит из слитых гипандрия и базистилей. К базистилиям подвижно причленены дистистили. Латеральные края базистилей загнуты и вытянуты, образуя дорсальные отростки. Чехол эдеагуса срастается с латеральными параметрами в базальной части. Аподема чехла эдеагуса соединена с дорсальными отростками базистилей при помощи складки, чем обеспечивается подвижность чехла эдеагуса. Дорсальные отростки иногда соединены медиально, в этом случае формируется дорсальный мост, который покрывает эдеагальный комплекс дорсально. Аподема эякулятора очень небольшая.

Подсемейство Beridinae

Beris fuscipes Meigen (рис. 4—8)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 8—20.VI.1982.

Движение чехла эдеагуса достигается с помощью 2 пар мышц-антагонистов — $M1$ и $M2$, что обеспечивает значительно большую подвижность чехла эдеагуса по сравнению с Solvidae. Ретракторы чехла эдеагуса $M1$ прикрепляются к аподеме чехла эдеагуса с дорсальной стороны и к дорсальным отросткам базистилей. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса $M2$ идут от аподемы чехла эдеагуса с вентральной стороны к медиальному выросту гипандрия.

При их сокращении происходит выдвижение чехла эдеагуса. Мышцы аподемы эякулятора *M40* связаны только с аподемой эякулятора и работают как компрессоры, нагнетая сперму.

Дистистили функционируют с помощью 2 пар мышц-антагонистов — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* связывают середину базального края дистистилей с серединой синстернита. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей *M28* прикрепляются к латеральной части базального края дистистилей и к латеральной части синстернита. Эти мышцы значительно слабее *M27*. При их сокращении происходит отведение дистистилей.

К группе тергостернальных мышц относится только 1 пара — *M5*. Мощные парные мышцы *M5* связывают дорсальные отростки базистилей с базальной областью эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию.

В группу эпандриальных мышц входят 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* идут от середины проктигера к середине эпандрия. При сокращении они вызывают втягивание проктигера. Ретракторы церок *M29* прикрепляются к базальному краю церок и к проктигеру. Сокращаясь, они втягивают церки. Как и у *Solva moiwana*, выросты эпандрия — сурстили — мышц не имеют.

К группе интерсегментных мышц относятся только 2 пары — *M19* и *M20*. Парные мышцы *M19* — ретракторы эпандрия — идут от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают эпандрий. Парные мышцы *M20* — ретракторы гипандрия — тянутся от середины базального края гипандрия к середине VIII тергита. При сокращении они втягивают гипандрий и несколько отводят его от эпандрия. Мышцы *M18* не обнаружены.

Actina nitens Latreille

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 7—15.VII.1984.

Мускулатура гениталий не отличается от *Beris fuscipes*, поэтому описание не приводится.

Allognosta vagans Loew

М а т е р и а л: Уссурийский государственный заповедник, Южное Приморье, 14—15.VI.1981.

Мышцы гениталий, как и у предыдущего вида, соответствуют таковым *Beris fuscipes*.

Подсемейство Sarginae

Chloromyia formosa Scopoli (рис. 9—10)

М а т е р и а л: учлесхоз «Лес на Ворскле», Белгородская область, 6—20.VI.1978.

Чехол эдеагуса функционирует с помощью 2 пар мышц-антагонистов — *M1* и *M2*. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* прикрепляются к дорсальным отросткам базистилей и к базальной части аподемы чехла эдеагуса с дорсальной стороны. Сокращаясь, они втягивают чехол эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса *M2* прикрепляются к латеральной области синстернита и к дистальной части аподемы чехла эдеагуса с вентральной стороны. При их сокращении происходит выдвижение чехла эдеагуса. Мышцы аподемы эякулятора *M40* работают как компрессоры.

Функционирование дистистилей осуществляется с помощью 2 пар мышц — антагонистов — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* связывают середину базального края дистистилей с серединой синстернита. При их сокращении происходит приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей *M28* связывают латеральные части базального края дистистилей с латеральной областью синстернита. Эти мышцы значительно слабее *M27*. При их сокращении происходит отведение дистистилей.

К группе тергостернальных мышц можно отнести 1 пару мышц — *M5*. Мощные парные мышцы *M5* прикрепляются к дорсальным отросткам базистилей и к базальным областям эпандрия. Сокращаясь, мышцы *M5* прижимают гипандрий к эпандрию.

У этого вида найдены 2 пары эпандриальных мышц — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* связывают базальный край проктигера с серединой базального края эпандрия. При сокращении мышцы *M21* втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок *M29* идут от базального края церок к проктигеру. При сокращении они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 2 пары — *M19* и *M20*. Ретракторы эпандрия *M19* прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеральным областям VIII тергита. При сокращении этих мышц происходит втягивание эпандрия. Ретракторы гипандрия *M20* идут от середины базального края гипандрия к середине VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий и несколько отводят его от эпандрия.

Chloromyia speciosa Macquart

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 10—26.VI.1982.

Мускулатура гениталий самцов этого вида полностью соответствует таковой *Ch. formosa*.

Sargus flavipes Meigen

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 17.VII.1981.

Мышцы гениталий самцов не отличаются от мышц *Ch. formosa*.

Ptecticus tenebrifer Walker (рис. 11—16)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 9.VI.—26.VIII.1980—1982.

Функционирование чехла эдеагуса осуществляется путем сокращения парных мышц-антагонистов — *M1* и *M2*. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* связывают латеральную область дорсальной стороны аподемы чехла эдеагуса с дорсальными отростками базистилей. При сокращении эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса *M2* прикрепляются к латеральной области вентральной стороны аподемы чехла эдеагуса и к латеральным областям синстернита. При сокращении эти мышцы вызывают выдвижение чехла эдеагуса. С аподемой эякулятора связаны компрессоры *M40*.

Дистистили двигаются с помощью 2 пар мышц-антагонистов — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* идут от середины базального края дистистилей к середине синстернита. При сокращении этих мышц происходит приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей *M28* связывают латеральные части базального края дистистилей с латеральными областями синстернита. При их сокращении происходит отведение дистистилей.

У этого вида найдена 1 пара тергостернальных мышц — *M5*. Парные мышцы *M5* прикрепляются к латеральным краям синстернита и к базальным областям эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают эпандрий к гипандрию.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары мышц — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* прикрепляются к латеральной части базального края проктигера и к середине эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Слабые ретракторы церок *M29* идут от церок к латеральной области проктигера. При сокращении они втягивают церки.

В отличие от *Chloromyia* и *Sargus* в группу интерсегментных мышц у *Ptecticus* входят 4 пары мышц, т. е., как и у *Solva toiwana*, здесь существует жесткая связь с прегенитальными сегментами. Слабые парные пучки мышц *M19*¹ — ретракторы эпандрия — прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеральным областям VIII тергита. При сокращении эти мышцы вызывают втягивание эпандрия. Мощные ретракторы эпандрия *M19*² прикрепляются к латеральной части базального края эпандрия и к VIII тергиту несколько медиальнее места прикрепления *M19*¹. Действие этих мышц аналогично действию *M19*¹. Мощный непарный ретрактор гипандрия *M18* идет от базального края гипандрия к базальному краю VIII стернита. При сокращении мускул втягивает гипандрий. Мышцы *M20* тянутся от середины базального края наружной поверхности гипандрия к средней части заднего края VIII тергита, опоясывая гипандрий. Это дает возможность достаточно сильно отводить гипандрий от эпандрия.

Ptecticus aurifer Walker

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 15—19.VIII.1980—1981.

Мускулатура гениталий самцов *Pt. aurifer* не отличается от таковой *Pt. tenebrifer*.

Подсемейство *Stratiomyinae*

Stratiomys lugubris Loew (рис. 17—21)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 7—10.VI.1982.

Чехол эдеагуса у этого вида функционирует с помощью 3 пар мышц — $M1^1$, $M1^2$, $M2$. Ретракторы чехла эдеагуса $M1^1$ прикрепляются к отросткам аподемы чехла эдеагуса, причлененным к дорсальным отросткам базистилей и к наружной стороне дистальной части дорсальных отростков базистилей. Эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Ретракторы чехла эдеагуса $M1^2$ прикрепляются к латеральному краю дистальной части аподемы чехла эдеагуса и к внутренней стороне дистальной части дорсальных отростков базистилей. Эти мышцы производят действие аналогичное действию $M1^1$. Протракторы чехла эдеагуса $M2$ связывают латеральные края вентральной стороны аподемы чехла эдеагуса с латеральными областями синстернита. Их сокращение вызывает выдвижение чехла эдеагуса. Отмечены компрессоры аподемы эякулятора $M40$.

Движение дистистилей происходит с помощью 2 пар мышц-антагонистов — $M27$ и $M28$. Аддукторы дистистилей $M27$ идут от середины базального края дистистилей к середине синстернита. Функция этих мышц — приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей $M28$ прикрепляются к латеральной части базального края дистистилей и к латеральной области синстернита. Эти мышцы отводят дистистили.

Группа тергостернальных мышц представлена только 1 парой — $M5$. Парные мышцы $M5$ связывают основание дорсальных отростков базистилей с базальными областями эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — $M21$ и $M29$. Ретракторы проктигера $M21$ тянутся от латеральной части базального края проктигера к базальному краю эпандрия. Эти мышцы втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок $M29$ связывают латеральную часть базального края церок с латеральными областями проктигера. Сокращаясь, они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 2 пары — $M19$ и $M20$. Ретракторы эпандрия $M19$ идут от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Их сокращение вызывает втягивание эпандрия. Ретракторы гипандрия $M20$ прикрепляются к середине базального края гипандрия и к середине VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий.

Odontomyia sp.

М а т е р и а л: окр. пос. Кундызды 45 км ЮВ г. Панфилова, 27—28.VI.1988.

Мускулатура гениталий самцов *Odontomyia* не отличается от таковой *Stratiomys lugubris*.

Подсемейство Clitellariinae

Clitellaria bergeri Pleske (рис. 22—25)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 25—27.VI.1981.

Движение чехла эдеагуса этого вида достигается сокращением 3 пар мышц — $M1^1$, $M1^2$, $M2$. Ретракторы чехла эдеагуса $M1^1$ прикрепляются к внутренней стороне середины дорсальных отростков базистилей и к латеральному краю базальной части аподемы чехла эдеагуса. При сокращении они втягивают чехол эдеагуса. Парные мышцы $M1^2$ — синергисты $M1^1$ — прикрепляются к внутренней стороне дистальной части дорсальных отростков базистилей и к латеральным краям дистальной части аподемы чехла эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса $M2$ тянутся от латеральных краев аподемы чехла эдеагуса к латеральным областям синстернита. При их сокращении чехол эдеагуса выдвигается. Найдены небольшие компрессоры аподемы эякулятора $M40$.

Приведение и отведение дистистилей достигается сокращением мышц-антагонистов — $M27$ и $M28$. Аддукторы дистистилей $M27$ идут от середины базального края дистистилей к середине синстернита. Эти мышцы осуществляют приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей $M28$ связывают латеральные части базального края дистистилей с латеральными областями синстернита. Они вызывают отведение дистистилей.

Группа тергостернальных мышц представлена 1 парой — $M5$. Парные мышцы $M5$ прикрепляются к базальной части дорсальных отростков базистилей и к латеральным областям эпандрия. При сокращении они прижимают гипандрій к эпандрию.

В группу эпандриальных мышц входят 2 пары — $M21$ и $M29$. Ретракторы проктигера $M21$ идут от латеральных частей базального края проктигера к базальному краю эпандрия. Сокращаясь, они втягивают проктигер. Ретракторы церок $M29$ прикрепляются к базальному краю церок и к середине проктигера. При сокращении они втягивают церки.

К интерсегментным мышцам относятся 2 пары мышц — $M19$ и $M20$. Ретракторы эпандрия $M19$ тянутся от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Эти мышцы втягивают эпандрій. Ретракторы гипандрия $M20$ связывают базальный край гипандрия с серединой VIII тергита. При сокращении они втягивают гипандрій.

Nemotelus obscuripes Loew (рис. 26—32)

М а т е р и а л: 36 км Ю. В. Ковпека, урочище Куртагай, р. Чарын, Казахстан, 2—3.VII.1987

У этого вида с чехлом эдеагуса связаны 3 пары мышц — $M1^1$, $M1^2$, $M2$. Мощные ретракторы чехла эдеагуса $M1^1$ тянутся от отростков аподемы чехла эдеагуса, причлененным к дорсальным отросткам базистилей, к дорсальным отросткам базистилей. Эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Синергисты этих мышц — слабые мышцы $M1^2$ — прикрепляются к дистальной части аподемы чехла эдеагуса и к дистальной части дорсальных отростков базистилей. Протракторы чехла эдеагуса $M2$ идут от дистальной части аподемы чехла эдеагуса к латеральным областям синстернита. Эти

мышцы выдвигают чехол эдеагуса: Компрессоры аподемы эякулятора М40 небольшие.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — М27 и М28. Аддукторы дистистилей М27, приводящие дистистили, прикрепляются к середине базального края дистистилей и к средней части синстернита. Абдукторы дистистилей М28, отводящие дистистили, идут от латеральных частей базального края дистистилей к латеральным областям синстернита.

К группе тергостернальных мышц относится 1 пара — М5. Мышцы М5 прикрепляются к базальной части дорсальных отростков базистилей и к латеральным областям эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрій к эпандрию.

Группа эпандриальных мышц представлена 2 парами — М21 и М29. Ретракторы проктигера М21 связывают базальный край проктигера с базальным краем эпандрия. Эти мышцы стягивают проктигер. Ретракторы церок М29, стягивающие церки, идут от базального края церок к середине проктигера.

К интерсегментным мышцам относятся 2 пары мышц — М19 и М20. Ретракторы эпандрия М19 тянутся от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Мышцы М19 стягивают эпандрій. Ретракторы гипандрия М20, стягивающие гипандрій, прикрепляются к середине базального края синстернита и к середине VIII тергита.

Подсемейство *Pachygasterinae*

Pachygaster atra Panzer (рис. 33—36)

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник. Северный Кавказ, 7—15.VII.1984.

У этого вида с аподемой чехла эдеагуса связаны 3 пары мышц — М1¹, М1² и М2. Ретракторы чехла эдеагуса М1¹ связывают внутреннюю сторону дорсальных отростков базистилей с латеральными краями базальной части аподемы чехла эдеагуса. Сокращаясь, эти мышцы стягивают чехол эдеагуса. Парные мышцы М1² — синергисты М1¹ прикрепляются к дистальной части дорсальных отростков базистилей и к дистальной части аподемы чехла эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса М2 идут от латеральных краев аподемы чехла эдеагуса к латеральным областям синстернита. При их сокращении чехол эдеагуса выдвигается. Нагнетание спермы осуществляют компрессоры аподемы эякулятора М40.

Дистистили функционируют с помощью 2 пар мышц антагонистов — М27 и М28. Аддукторы дистистилей М27 связывают середину базального края дистистилей с серединой синстернита. Эти мышцы осуществляют приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей М28 прикрепляются к латеральным частям базального края дистистилей и к латеральным областям синстернита. При их сокращении дистистили отводятся.

Группа тергостернальных мышц представлена 1 парой — М5. Парные мышцы М5 идут от латеральных краев синстернита к латеральным областям эпандрия. При сокращении они прижимают гипандрій к эпандрию.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — М21 и М29. Ретракторы проктигера М21 связывают базальный край проктигера с сере-

диной эпандрия. При их сокращении проктигер втягивается. Ретракторы церок M29 прикрепляются к базальному краю церок и к проктигеру. При сокращении они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 2 пары — M19 и M20. Ретракторы эпандрия M19 тянутся от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. Эти мышцы способствуют втягиванию эпандрия. Ретракторы гипандрия M20 идут от середины базального края гипандрия к середине VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий.

Kolomania pilosa Pleske

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 26.VI.1981.

Мышцы гениталий самцов этого вида не отличаются от мышц *Pachygaster atra*.

1.3. ОБСУЖДЕНИЕ

Для облегчения сравнения мускулатуры гениталий составлена сводная табл. 1, в которой мышцы сгруппированы по функциональным комплексам.

При сравнении между собой подсемейств семейства Stratiomyidae в первую очередь нужно отметить существенное сходство в характере мускулатуры гениталий. Большая часть мышц в гениталиях достаточно стабильна в пределах всего семейства. Кроме того, в пределах подсемейств, за исключением Sarginae и Clitellariinae, обнаружено полное сходство мускулатуры в разных родах.

Функционирование дистистилей осуществляется мышцами-антагонистами M27 и M28, которые во всех подсемействах совершенно одинаковы как по местам прикрепления, так и по степени развития. Тергостернальные мышцы представлены всегда 1 парой мышц — M5. Они одинаковы в разных подсемействах, и лишь в роде *Ptecticus* (подсемейство Sarginae) наблюдается смещение места прикрепления этих мышц с основания дорсальных отростков базистилей на края синстернита у основания дорсальных отростков, которое не влияет на функционирование. Несмотря на различие в строении эпандрия (например, наличие сурстилей у *Beris fuscipes*), группа эпандриальных мышц во всех подсемействах включает 2 пары — M21 и M29. Сурстили у *Beris fuscipes* собственных мышц не имеют. Также одинакова степень развития мускулатуры церок — M29, она практически не зависит от размеров самих церок.

Различия между подсемействами наблюдаются в степени развития мышц проктигера — M21. В подсемействах Stratiomyinae, части Sarginae (виды рода *Chloromyia*, *Sargus flavipes*) и Clitellariinae эти мышцы мощные и прикрепляются к базальному краю эпандрия. У Beridinae, части Sarginae (виды *Ptecticus*) и Pachygasterinae они идут к середине эпандрия. К тому же у Beridinae и Pachygasterinae эти мышцы очень слабые и трудно различимы. Слабое развитие мышц у Beridinae и Pachygasterinae, несомненно, связано со слабосклеротизованным проктигером так же, как и с небольшим размером особей этих видов.

Гипандрий и эпандрий с предшествующими сегментами брюшка во

Таксоны	Группа мышц										Общее число мышц
	мышцы гипандрия				тергостер- нальные	эпандрия		прегенитальные			
	эдеагуса	базистилей	дистистилей	проктигера		церок	эпандрия	гипандрия			
SOLVIDAE											
<i>Solva moiwana</i>	M,1 M2	M33	—	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19 ¹ , M19 ²	M18 M20 ¹ , M20 ²	12		
STRATIOMYIDAE											
Beridinae											
<i>Beris fuscipes</i>	M1, M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M20	9		
<i>Actina nitens</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		
<i>Allognosta vagans</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		
Sarginae											
<i>Chloromyia formosa</i>	M1, M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M20	9		
<i>Chl. speciosa</i>	—>—	—	—>—	—>—	—<—	—>—	—>—	—>—	—>—		
<i>Sargus flavipes</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—<—		
<i>Ptecticus tenebrifer</i>	M1, M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19 ¹ , M19 ²	M18, M20	11		
<i>Pt. aurifer</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		
Stratiomyinae											
<i>Stratiomys lugubris</i>	M1 ¹ , M1 ² M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M20	10		
<i>Odontomyia</i> sp.	—>—	—	—>—	—>—	—<—	—>—	—>—	—>—	—>—		
Clitellariinae											
<i>Clitellaria bergeri</i>	M1 ¹ , M1 ² M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M20	10		
<i>Nemotelus obscuripes</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		
Pachygasterinae											
<i>Pachygaster atra</i>	M1 ¹ , M1 ² . M2	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M20	10		
<i>Kolomania pilosa</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		

всех подсемействах, за исключением части Sarginae (род *Ptecticus*), связаны 2 парами мышц — *M19* и *M20*. Эти мышцы практически имеют одинаковые места прикрепления и сходное функционирование во всех подсемействах. Нужно отметить, что различное число видимых сегментов брюшка (7 у Beridinae и 5 во всех других подсемействах Stratiomyidae) не влияет на число и степень развития мышц, связывающих гениталии с прегенитальными сегментами. В роде *Ptecticus* обнаружены 4 пары мышц, связывающих IX сегмент с VIII — *M18*, *M19*¹, *M19*² и *M20*, однако места прикрепления *M19*¹ и *M19*² как на эпандрии, так и на VIII тергите расположены почти вплотную друг к другу. Функции этих мышц одинаковы. Практически, на первый взгляд, они выглядят как 1 мышца, и только после внимательного изучения автор пришел к выводу, что это — 2 пары мышц; мышцы *M20* *Ptecticus* соответствуют таковым у других изученных видов, мышца *M18* *Ptecticus*, связывающая гипандрий с VIII стернитом, не имеет аналогов у других исследованных видов, однако у них подвергается редукции и VIII стернит.

Как уже было отмечено, внутри подсемейства Sarginae, в отличие от всех остальных подсемейств Stratiomyidae, найдено много различий по признакам мускулатуры гениталий. Виды рода *Ptecticus* отличаются от остальных представителей подсемейства Sarginae по месту прикрепления тергостернальных мышц *M5*, мышц проктигера *M21*, по числу прегенитальных мышц. Чехол эдеагуса в роде *Ptecticus* имеет несколько другое строение по сравнению с остальными представителями Sarginae: он не такой компактный, не заострена дистальная часть чехла эдеагуса, аподема чехла эдеагуса не вытянута, а, наоборот, широкая, плоская и короткая. Все это, возможно, указывает на не очень близкое родство *Ptecticus* с остальными Sarginae. По крайней мере, это может быть основанием для подробного рассмотрения положения рода *Ptecticus* с точки зрения других признаков.

Мускулатура, обеспечивающая функционирование эдеагуса, различается по числу мышц в разных подсемействах. У Beridinae и Sarginae с аподемой чехла эдеагуса связаны 2 пары мышц-антагонистов, идущих к дорсальным отросткам базистилей — ретракторы аподемы чехла эдеагуса *M1* (дорсальная пара) и к синстерниту — протракторы аподемы чехла эдеагуса *M2* (вентральная пара). У Stratiomyinae, Clitellariinae и Pachygasterinae найдены 3 пары мышц аподемы чехла эдеагуса. Две из них — ретракторы *M1*¹ и *M1*² (дорсальные пары) связывают аподему с дорсальными отростками базистилей, в то время как протракторы *M2* (вентральная пара) тянутся от аподемы чехла эдеагуса к синстерниту. Протракторы чехла эдеагуса *M2* соответствуют таковым у предыдущей группы семейств. Места прикрепления *M1*¹ и *M1*² на дорсальных отростках базистилей расположены рядом. Другим концом *M1*¹ связаны с базальной, *M1*² — с дистальной частью аподемы чехла эдеагуса. Обе пары мышц прикрепляются к дорсальной стороне аподемы. *M1*¹ и *M1*² функционируют одинаково и представляют собой ретракторы аподемы чехла эдеагуса.

Возможно, что *M1*¹ и *M1*² — результат расщепления *M1*. Подобного рода расщепления мышц аподемы чехла эдеагуса встречаются и в других

группах двукрылых, в частности, от 2 пар у Muscidae (собственные материалы автора) и Anthomyiidae (Hennig, 1976a) до 7 пар мышц у Calliphoridae (Salzer, 1968). Расщепление мышц $M1$ наблюдается в подсемействах с удлинённой аподемой чехла эдеагуса и удлинёнными дорсальными отростками базистилей и, видимо, связано именно с этими морфологическими изменениями скелета. С помощью 3 пар мышц чехол эдеагуса приобретает большую подвижность, поэтому расщепление мышц аподемы чехла эдеагуса можно рассматривать как прогрессивное явление. В подсемействе Beridinae, которое считается наиболее примитивным, найдена простая пара мышц $M1$, и, очевидно, это состояние было первичным для Stratiomyidae.

Таким образом, в результате изучения мускулатуры гениталий самцов разных подсемейств Stratiomyidae выявлено существенное сходство в характере мускулатуры. Можно говорить о единообразии основной схемы мускульной системы во всем семействе. Существенные различия имеются только в числе мышц аподемы чехла эдеагуса. По этому признаку выделяются 2 группы подсемейств: Beridinae и Sarginae с 2 парами мышц, Stratiomyinae, Clitellariinae и Pachygasterinae с 3 парами мышц. Разделение по признакам мускулатуры гениталий не совсем совпадает с имеющимися в настоящее время представлениями о родственных связях подсемейств. Существует мнение, что Pachygasterinae и Clitellariinae отошли от древнего ствола Beridinae, являющегося предковым для всех 3 подсемейств, и представляют собой две отдельные филогенетические линии (McFadden, 1967, Rozkošný, 1983). Происхождение двух других хорошо дифференцированных и высокоспециализированных подсемейств Stratiomyinae и Sarginae не совсем ясно (Rozkošný, 1983).

По структуре мускулатуры гениталий Stratiomyinae во всем сходны с Clitellariinae и Pachygasterinae. Особенно это касается увеличения числа мышц чехла эдеагуса. Альтернативное предположение, что сходное расщепление мышц чехла эдеагуса возникает в этих подсемействах независимо, с нашей точки зрения менее приемлемо. Что касается Sarginae, то они ближе к Beridinae, а по мускулатуре, связывающей генитальный сегмент с предшествующими, демонстрируют (*Ptecticus*) даже более примитивные черты, чем Beridinae.

В подсемействе Clitellariinae обнаружены различия в степени развития и месте прикрепления ретракторов чехла эдеагуса $M1^1$ у Nemotelus и Clitellaria, но мы пока принимаем подсемейство Clitellariinae в том виде, как его предлагает Роскошный (Rozkošný, 1982), не выделяя самостоятельное подсемейство Nemotelinae (McFadden, 1967). Видимо, для решения этого вопроса необходимо привлечение дополнительного материала.

Обратимся теперь к сравнению мускулатуры гениталий самцов Stratiomyidae и Solvidae. Отличия мускулатуры в этих двух группах значительны. Они могут быть охарактеризованы следующим образом.

1. Чехол эдеагуса у Solvidae функционирует с помощью 2 пар мышц — синергистов, работающих как ретракторы, т. е. втягивающие чехол эдеагуса. Протракторов чехла эдеагуса, в отличие от Stratiomyidae, у Solvidae нет. Таким образом, по сравнению с Solvidae у Stratiomyidae наблюдается усиление подвижности чехла эдеагуса.

2. В связи с отсутствием дистистилей у *Solva* функции захвата и удержания брюшка самки во время копуляции выполняют выросты базистилей. У *Stratiomyidae* — это функция дистистилей. Выросты базистилей *Solvidae* не имеют собственной мускулатуры, они приводятся в движение флексорами гипандрия *M33*, отсутствующими у *Stratiomyidae*. Дистистили *Stratiomyidae* более подвижны, чем выросты базистилей *Solva*. Кроме того, дистистили функционируют с помощью 2 пар мышц-антагонистов *M27* и *M28*, что обеспечивает им большую маневренность.

3. Гипандрий и эпандрий у *Solvidae* в отличие от *Stratiomyidae* связан 2 парами мышц — *M5*¹ и *M5*². Таким образом, у *Solvidae* осуществляется жесткая связь эпандрия с гипандрием. У *Stratiomyidae* 1 пара мышц — *M5*.

4. Мышцы проктигера и церок *M21* и *M29* не отличаются от таковых у *Stratiomyidae*, таким образом в их функционировании по-видимому, различий нет.

5. Значительные отличия наблюдаются в мышцах, связывающих генитальный сегмент с предшествующими. У *Solvidae* имеются 5 пар интерсегментных мышц. У *Stratiomyidae*, за исключением *Ptecticus*, эта связь осуществляется только 2 парами мышц. У *Ptecticus* имеются 4 пары мышц. Однако и здесь видна тенденция к упрощению, т. к. места прикрепления *M19*¹ и *M19*² сближены и функционируют они как 1 пара мышц — *M19*. У *Stratiomyidae* в основном происходит редукция VIII стернита и, соответственно, мышц *M18*. Только у *Ptecticus* VIII стернит не редуцирован и *M18* сохраняется.

Таким образом, при сравнении мускулатуры гениталий представителей подсемейств *Stratiomyidae* между собой и с представителем семейства *Solvidae* выявляются две четкие тенденции. У *Stratiomyidae* по сравнению с *Solvidae* наблюдается интенсификация функций структур, непосредственно связанных с копуляцией, а именно, усиление функционирования чехла эдеагуса путем увеличения числа мышц и их действия как антагонистов при удлинении аподемы чехла эдеагуса и дорсальных отростков базистилей. Этой тенденции способствует также наличие у *Stratiomyidae* подвижных дистистилей, снабженных мощной мускулатурой. В то же время у *Stratiomyidae* по сравнению с *Solvidae* происходит упрощение и ослабление связи, во-первых, между гипандрием и эпандрием, и, во-вторых, между генитальным сегментом (как эпандрием, так и гипандрием) и прегенитальными сегментами путем сокращения числа отдельных мышц при редукции VIII стернита. Различия в структуре мускулатуры гениталий *Solvidae* и *Stratiomyidae* значительно превышают различия по этим признакам между подсемействами *Stratiomyidae* и, более того, между некоторыми другими надсемействами, поэтому выделение *Solvidae* как отдельного семейства подтверждается также комплексом признаков мускулатуры генитального аппарата. Подсемейства в семействе *Stratiomyidae* образуют 2 группы: подсемейства *Beridinae* и *Sarginae* с 2 парами мышц аподемы чехла эдеагуса, что, по-видимому, близко к исходному для семейства состоянию, и *Stratiomyinae*, *Clitellariinae*, *Pachygasterinae* с 3 парами мышц аподемы чехла эдеагуса. При этом в подсемействе *Sarginae* (у *Ptecticus*) найдено большее число мышц, связывающих генитальный сегмент с остальной частью брюшка.

ГЛАВА 2

МУСКУЛАТУРА

ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ В НАДСЕМЕЙСТВАХ

XYLOPHAGOIDEA И TABANOIDEA

К надсемействам Xylophagoidea и Tabanoidea обычно относят такие семейства, как Coenomyiidae, Pantophthalmidae, Rachiceridae, Xylophagidae, Rhagionidae, Pelecophrynidae и Tabanidae. При этом группируются эти семейства разными авторами (Б. Б. Родендорф, 1964, 1977, 1980; Steyskal, 1953, 1974; Hennig, 1954, 1967; Stuckenberg, 1973; Nagatomi, 1977, 1984; Hackman, Väisänen, 1985) различно. До сих пор нет единого мнения о положении в системе Coenomyiidae, Rhagionidae и Tabanidae и о их родственных отношениях. Долгое время Coenomyiidae включали в состав Rhagionidae, иногда выделяя как отдельное подсемейство (Lindner, 1925, Leonard, 1930). С конца 50-х годов их принято рассматривать как отдельное семейство.

Б. Б. Родендорф (1964), подразделяя низшие Brachycera на 2 надсемейства — Stratiomyioidea и Tabanoidea, отнес Coenomyiidae к Tabanoidea. Позднее он (Б. Б. Родендорф, 1977, 1980) включил всех низших Brachycera в надсемейство Tabanoidea. Хенниг (Hennig, 1967), Стейскал (Steyskal, 1974) и Нагатоми (Nagatomi, 1977, 1984) относят Coenomyiidae к надсемейству Xylophagoidea, в то время, как Rhagionidae и Tabanidae включают в надсемейство Tabanoidea.

Штукенберг (Stuckenberg, 1973) на основе сравнительно-морфологического анализа этих семейств, включающего детальное изучение скелета гениталий самцов и самок, структуры основания брюшка, строения антенн и жилкования крыльев, перенес Rhagionidae (предварительно выделив из него самостоятельное семейство Athericidae) в надсемейство Xylophagoidea, ставя его рядом с Coenomyiidae или даже сливая с ним. В надсемействе Tabanoidea Штукенберг оставил только Tabanidae и Athericidae. Хакман и Вяйсянен (Hackman, Väisänen, 1985) на основе изучения костальной хетотаксии у двукрылых пришли к такому же выводу.

В этих надсемействах мускулатура гениталий самцов ранее была описана у 2 видов Tabanidae — *Tabanus americanus* Forst и *Tabanus sulcifrons* Macq. (Bonhag, 1951) и 1 вида Rhagionidae — *Rhagio scolopaceus* L. (Hennig, 1976b). Нами была изучена мускулатура гениталий самцов 1 вида Coenomyiidae, 3 видов Rhagionidae и 5 видов Tabanidae.

Для удобства сравнения с мускулатурой гениталий видов, изученных другими авторами, далее в описаниях в скобках приведены номера, данные подобным мышцам у Rhagionidae Хеннигом (Hennig, 1976b), у Tabanidae — Бонаком (Bonhag, 1951). К сожалению, из-за отсутствия материала не была изучена мускулатура гениталий представителей семейства Xylophagidae.

2.1. СЕМЕЙСТВО RHAGIONIDAE

Скелет гениталий самца представлен следующими склеритами. Дорсально расположен эпандрий, представляющий собой только IX тергит, несущий проктигер и церки (Stuckenberg, 1973). IX стернит не слит с базистилиями в большинстве родов Rhagionidae (*Rhagio*, *Arthroceras*, *Atherimorpha*, *Arthroteles*, *Ptiolina*). У *Symphogomyia* и некоторых видов *Chrysopilus* слит базально, но разделен дистально, у других видов *Chrysopilus* — слит полностью. Дорсальная часть чехла эдеагуса образует склеротизованный дорсальный мост между внутренними частями базистилей. К базистилиям подвижно причленены дистистили. От верхнего внутреннего края базистилей отходят дорсальные отростки базистилей (Nagatomi, 1984). Хенниг (Hennig, 1976b) рассматривает их как аподемы базистилей. Эдеагальный комплекс включает дорсальную и вентральную пластинки чехла эдеагуса, аподему эякулятора, эякуляторные склериты, эдеагус.

Так называемые «эякуляторные острия», причлененные к аподеме эякулятора, в отличие от Tabanidae не развиты. При внимательном изучении у некоторых видов (*Rhagio scolopaceus* и некоторые виды *Atherimorpha*) видна пара небольших изогнутых выростов, отходящих от субапикальной выпуклости на аподеме эякулятора. Они расположены в том же месте, где и эякуляторные острия у Tabanidae, и связаны с эякуляторными склеритами. У видов *Chrysopilus* имеются небольшие склериты позади дистального конца аподемы эякулятора. По своей сенсорной природе и по положению они кажутся сравнимы с эякуляторными остриями Tabanidae (Stuckenberg, 1973). С базальной частью аподемы эякулятора связана еще пара небольших эякуляторных склеритов.

Мускулатура гениталий самцов *Rhagio scolopaceus* L. была описана Хеннигом (Hennig, 1976b).

Rhagio montanus Becker (рис. 37—43)

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 11—14.VII.1984.

В гениталиях *Rhagio montanus* обнаружены все мышцы, известные у *Rhagio scolopaceus*. Кроме этих мышц, найдена еще 1 пара мышц, которая не была отмечена Хеннигом. Это мышцы М30, которые связывают базальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей и втягивают аподему эякулятора.

С эдеагальным комплексом связаны 5 пар мышц. Ретракторы чехла эдеагуса М 1 (М Bas 2) тянутся от латеро-базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса к дистальной части дорсальных отростков

базистилей с внутренней стороны. Эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Короткие протракторы чехла эдеагуса *M2* (*M Bas 1*) связывают латеро-базальный край вентральной пластинки чехла эдеагуса с дистальной частью базистилей. Эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. Ретракторы аподемы эякулятора *M30* идут от базальной части аподемы эякулятора к дистальной части дорсальных отростков базистилей с внутренней стороны. Мышцы *M30* втягивают аподему эякулятора.

Протракторы аподемы эякулятора *M31* (*M37—M39*) связывают дистальную часть аподемы эякулятора с базальным краем вентральной пластинки чехла эдеагуса несколько медиальнее места прикрепления *M1*. Сокращаясь, они выдвигают аподему эякулятора. Мышцы *M32* (*m*) — протракторы аподемы эякулятора — связывают эякуляторные склериты с дистальной половиной аподемы эякулятора. Эти мышцы принимают участие в выдвигании аподемы эякулятора.

Мощные флексоры гипандрия *M33* (*Mv 1 + Mv 2*) прикрепляются к базальному краю гипандрия и к дистальному краю. При сокращении они сжимают гипандрій.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27*, приводящие дистистили, идут от середины базального края дистистилей к базистилиям. Более слабые абдукторы дистистилей *M28*, отводящие дистистили, прикрепляются к латеральной части базального края дистистилей и к латеральной части базистилей.

Найдены 2 пары тергостернальных мышц — *M5¹* и *M5²*. Мышцы *M5¹* (*M34^a*) прикрепляются к латеральному краю гипандрия у основания дорсальных отростков и к латеральной области эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрій к эпандрию. Мышцы *M5²* (*M34^b*) — синергисты *M5¹* — связывают дистальную часть дорсальных отростков базистилей с базальной частью эпандрия. Эти мышцы слабее *M5¹*.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* (*M31 + 42 + 43*), втягивающие проктигер, идут от базального края проктигера к базальному краю эпандрия. Ретракторы церок *M29* (*MC*) связывают базальный край церок с базальным краем проктигера. Мышцы *M29* втягивают церки.

Найдены 2 пары интерсегментных мышц — *M18* и *M19*. Ретракторы гипандрия *M18*, втягивающие гипандрій, тянутся от края гипандрия к базальной области VIII стернита. Ретракторы эпандрия *M19*, втягивающие эпандрій, идут от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита.

Chrysopilus dives Loew (рис. 44—48)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 24.V—17 VI.1982.

Мускулатура гениталий этого вида сходна с таковой *Rhagio montanus* и отличается отсутствием мышц гипандрия *M33*.

Chrysopilus helvolus Meigen

М а т е р и а л: пос. Синявино, Ленинградская обл., 13—24.VI.1983.

Мускулатура гениталий самцов этого вида не отличается от таковой *Chrysopilus dives*.

2.2. СЕМЕЙСТВО COENOMYIIDAE

Гениталии самца образованы следующими склеритами. Дорсально расположен эпандрий, представляющий собой IX тергит, несущий проктигер и церки. IX стернит отсутствует или слит с базистилиями. К базистилиям подвижно причленены дистистили. Дорсальная часть чехла эдеагуса образует склеротизованный дорсальный мост между внутренними частями базистилей. От верхнего внутреннего края базистилей отходят дорсальные отростки базистилей (Nagatomi, 1984). Хенниг (Hennig, 1976b) рассматривает их как аподемы базистилей. Эдеагальный комплекс состоит из дорсальной и вентральной пластинок чехла эдеагуса (Nagatomi, 1984), эдеагуса и аподемы эякулятора. С базальной частью аподемы эякулятора связана еще пара небольших эякуляторных склеритов.

Anacanthaspis bifasciata Röder (рис. 49—53)

М а т е р и а л: Уссурийский государственный заповедник, Южное Приморье, 6—10.VI.1981.

Движение эдеагального комплекса достигается сокращением 5 пар мышц. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* — антагонисты *M2* — идут от латеро-базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса к дистальной части дорсальных отростков базистилей с внутренней стороны. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Короткие протракторы чехла эдеагуса *M2* прикрепляются к латеро-базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса и к дистальной части базистилей. Сокращаясь, эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. Ретракторы аподемы эякулятора *M30* связывают базальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей с внутренней стороны. При сокращении мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M31* прикрепляются широким пучком к дистальной части аподемы эякулятора и к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса несколько медиальнее места прикрепления *M1*. При сокращении этих мышц происходит выдвигание аподемы эякулятора. Небольшие парные мышцы *M32* — протракторы аподемы эякулятора — связывают эякуляторные склериты с дистальной половиной аподемы эякулятора. Эти мышцы — синергисты мышц *M31*.

Мощные флексоры гипандрия *M33* — прикрепляются к базальному краю гипандрия и к средней части дистального края гипандрия. Сокращаясь, они сжимают гипандрий.

Движение дистистилей осуществляется с помощью 2 пар мышц — *M27* и *M28*. Мощные парные мышцы *M27* — аддукторы дистистилей — связывают середину базального края дистистилей с базистилиями. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Более слабые парные мышцы *M28* — абдукторы дистистилей — прикрепляются к лате-

ральной части базального края дистистилей и к латеральной части базистилей. При их сокращении происходит отведение дистистилей.

В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — $M5^1$ и $M5^2$. Мощные парные мышцы $M5^1$ связывают латеральную область эпандрия с латеральным краем гипандрия у основания дорсальных отростков. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Парные мышцы $M5^2$ — синергисты $M5^1$ — идут от дистальной части дорсальных отростков базистилей к базальной части эпандрия. Эти мышцы значительно слабее $M5^1$. Сокращаясь, они производят действие, аналогичное $M5^1$.

В группу эпандриальных мышц входят 2 пары — $M21$ и $M29$. Мощные ретракторы проктигера $M21$ прикрепляются к базальной части проктигера и к базальному краю эпандрия. При их сокращении проктигер втягивается. Ретракторы церок $M29$ связывают базальную часть проктигера с базальным краем церок. При сокращении они втягивают церки.

К группе интерсегментных мышц относят 2 пары — $M18$ и $M19$. Ретракторы гипандрия $M18$ тянутся от края гипандрия к базальной области VIII стернита. При сокращении они втягивают гипандрий. Ретракторы эпандрия $M19$ прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеральным областям VIII тергита. Сокращаясь, эти мышцы втягивают эпандрий.

2.3. СЕМЕЙСТВО TABANIDAE

Дорсальную часть гениталий составляют эпандрий с проктигером. Эпандрий образован слиянием IX и X тергитов (Bonhag, 1951, Stuckenberg, 1973). У представителей рассматриваемых подсемейств он разделен на 2 склерита. Эпандрий несет парные церки. Вентральную часть гениталий образует IX стернит, полностью слитый с базистилиями. Апикально базистилии несут дистистили. Верхняя поверхность чехла эдеагуса воронковидная, образована дорсальной и вентральной пластинками и парой интербазисов. К базальной части аподемы эякулятора рядом со склеротизованным утолщением причленена пара длинных жгутиковидных склеритов, называемых эякуляторными остриями (Bonhag, 1951; Nagatomi, 1984). С этой же частью аподемы эякулятора связана пара небольших эякуляторных склеритов.

От места соединения дорсальной пластинки чехла эдеагуса с базистилиями отходят дорсальные отростки базистилей (Nagatomi, 1984) или аподемы базистилей (Stuckenberg, 1973; Hennig, 1976b), ошибочно называемые Бонагом (Bonhag, 1951) аподемами эдеагуса. В отличие от Rhagionidae, у Tabanidae эти отростки очень длинные, выходящие далеко за край гениталий.

Интерсегментная мембрана находится между проктигером и передней областью дорсальной части чехла эдеагуса. Некоторые авторы делают из этого вывод, что дорсальная часть чехла эдеагуса включает элементы X стернита (Chvala, Lyneborg, Moucha, 1972).

Мускулатура гениталий самцов *Tabanus americanus* Forst и *Tabanus sulcifrons* Macq. была описана Бонагом (Bonhag, 1951).

Подсемейство *Tabaninae*

Tabanus autumnalis brunnescens Linnaeus (рис. 54—59)

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 15—20.VII.1984.

Движение эдеагального комплекса достигается сокращением 6 пар мышц. Короткие протракторы чехла эдеагуса *M2* прикрепляются к латеро-базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базистилиям рядом с местом сочленения их с чехлом эдеагуса. При сокращении эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. В работе Бонага (Bonhag, 1951) эта мышца не отмечена. Ретракторы аподемы эякулятора *M30*¹ (191) идут от базальной части аподемы эякулятора рядом с местом прикрепления эякуляторных острий к внутренней стороне дистальной части дорсальных отростков базистилей. При сокращении мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Небольшие ретракторы аподемы эякулятора *M30*² (193) связывают дистальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. При сокращении эти мышцы притягивают аподему эякулятора к дорсальным выростам базистилей и принимают участие во втягивании аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M31* (190) широким пучком тянутся от дистальной части аподемы эякулятора к краю вентральной пластинки чехла эдеагуса. Сокращаясь, эти мышцы выдвигают аподему эякулятора. Парные мышцы *M34* (189) прикрепляются к дистальному концу аподемы эякулятора с вентральной стороны и к основанию эякуляторных острий на аподеме эякулятора. Ретракторы аподемы эякулятора *M32* (192) связывают эякуляторные склериты с дистальной частью аподемы эякулятора. Сокращаясь, они выдвигают аподему эякулятора.

Мощные флексоры дорсальных отростков *M35* (185) широким пучком идут от латеральной поверхности дистальной половины дорсальных отростков базистилей к латеральному краю гипандрия. Сокращаясь, они прижимают дорсальные отростки базистилей к гипандрию. Мощные флексоры гипандрия *M33* (186) прикрепляются к базальному краю гипандрия и к медиальному краю базистилей. При сокращении они сжимают гипандрий.

Дистистили двигаются с помощью 2 пар мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* (187) тянутся от середины базального края дистистилей к базистилиям. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* (188) прикрепляются к латеральной части базального края дистистилей и к латеральной области базистилей. При их сокращении происходит отведение дистистилей.

В группу тергостернальных мышц входит 1 пара — *M5*. Парные мышцы *M5* (184) связывают латеральный край базистилей у основания дорсальных отростков базистилей с латеральной областью эпандрия. При сокращении они прижимают гипандрий к эпандрию.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* (183) идут от базальной части проктигера к

базальному краю эпандрия. Сокращаясь, они втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок *M29* (196) прикрепляются к проктигеру и к базальному краю церок. При сокращении они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары *M18*, *M19* и *M20*. Мощные ретракторы гипандрия *M18* (180) связывают середину вентральной поверхности гипандрия с базальной частью VIII стернита. Сокращаясь, мышцы втягивают гипандрий. Мощные ретракторы эпандрия *M19* (174) тянутся от середины базального края эпандрия к латеральным областям VIII тергита. При сокращении они втягивают эпандрий. Ретракторы гипандрия *M20* (176) тянутся от середины базальной части гипандрия к середине VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий и отводят его от эпандрия.

Hibomitra nigricornis Zetterstedt (рис. 60—64)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 26.VI—3.VII.1981
Мышцы гениталий самца не имеют отличий от *Tabanus autumnalis*.

Haematopota pluvialis Linnaeus (рис. 65—70)

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник. Северный Кавказ, 16—20.VII.1984.

Мускулатура гениталий этого вида отличается от таковой *Tabanus autumnalis* лишь крайне слабым развитием мышц *M2*, идущих от чехла эдеагуса к базистилиям, которые обнаруживаются только при очень внимательном изучении. Все остальные мышцы соответствуют таковым *Tabanus autumnalis*.

Подсемейство Chrysopsinae

Chrysops dissectus Loew (рис. 71—76)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 7—14.VII.1980.

В гениталиях самцов найдены те же мышцы, что у *Tabanus autumnalis*. Нужно отметить лишь более слабое развитие мышц *M35*, идущих от дорсальных отростков базистилей к гипандрию и, как и у *Haematopota pluvialis*, трудно обнаруживаемые мышцы *M2*, связывающие чехол эдеагуса с гипандрием.

Silvius latifrons latifrons Olsoufieff (рис. 77—81)

М а т е р и а л: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 18.VII.1984.

Мышцы гениталий этого вида не отличаются от таковых *Tabanus autumnalis*.

2.4. ОБСУЖДЕНИЕ

Для облегчения сравнения мускулатуры гениталий в этих трех семействах составлена табл. 2, в которой мышцы сгруппированы по функциональным комплексам.

У изученных представителей Rhagionidae можно отметить сходство мускулатуры гениталий. Отличия найдены в мускулатуре гипандрия — отсутствие у *Chrysopilus* мышцы M33, соединяющей края гипандрия. К сожалению, представители других подсемейств Rhagionidae, кроме Rhagioninae, не исследовались.

При сравнении мышц гениталий Coenomyiidae и Rhagionidae выявляется, что все мышцы самца *Anacanthaspis bifasciata* (Coenomyiidae) соответствуют таковым *Rhagio montanus* (Rhagionidae). Нагатоми (Nagatomi, 1984), отмечая существенное сходство в строении скелета гениталий самцов Rhagionidae и Coenomyiidae, объясняет это возможным результатом конвергенции. Считать результатом конвергенции идентичность такой сложной в этой группе системы — мускулатуры гениталий, в частности, мышц эдеагального комплекса — не представляется нам возможным. Значительно более вероятно, что такое полное сходство говорит об очень близком родстве рассматриваемых семейств.

У всех представителей Tabanidae выявляется практически полное сходство в мускулатуре гениталий самцов. Отличия наблюдаются иногда лишь в степени развития мышц.

В общем плане строения мускулатуры гениталий Rhagionidae и Coenomyiidae, с одной стороны, и Tabanidae, с другой, существуют значительные различия. Во-первых, у Rhagionidae и Coenomyiidae функционирование эдеагального комплекса обеспечивается сокращением 5 пар мышц, в то время как у Tabanidae — 6. Причем существенно, что эта разница в числе мышц на 1 пару образуется сложным путем. У Tabanidae имеются 2 пары мышц, не обнаруженных у Rhagionidae и Coenomyiidae (M30², M34) и отсутствует 1 пара мышц M1, свойственная двум последним семействам.

Парные мышцы M30² у Tabanidae соединяют дистальную часть аподемы эякулятора с дорсальными отростками базистилей. При сокращении они притягивают аподему эякулятора к дорсальным отросткам и принимают участие во втягивании аподемы эякулятора. Можно предположить, что мышца M30² появилась вследствие деления мышцы M30 на две. Наличие дополнительной пары мышц, возможно, связано со значительным удлинением дорсальных отростков базистилей и аподемы эякулятора Tabanidae по сравнению с Rhagionidae и Coenomyiidae.

В гениталиях Tabanidae имеются также мышцы M34, идущие от дистального конца аподемы эякулятора к основанию эякуляторных острий, не обнаруженные у Rhagionidae и Coenomyiidae. У Rhagionidae и Coenomyiidae отсутствуют и сами эякуляторные острия.

Мышцы M1 Rhagionidae и Coenomyiidae, прикрепляющиеся к вентральной пластинке чехла эдеагуса и к дорсальным отросткам базистилей, не найдены у Tabanidae.

В целом нужно отметить усложнение мускулатуры эдеагального комплекса Tabanidae по сравнению с Rhagionidae и Coenomyiidae, а именно:

Мышцы генитального аппарата самцов надсемейств Хуlorphagoidea и Tabanoidea

Таксоны	Группы мышц										Общее число мышц
	мышцы гипандрия				тергостер- тальные	эпандрия		прегенитальные			
	эдеагуса	базистилей	дистистилей	проктигера		церок	эпандрия	гипандрия			
RHAGIONIDAE											
<i>Rhagio montanus</i>	M1, M2 M30, M31 M32	M33	M27, M28	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19	M18		14	
<i>Chrysopilus dives</i>	M1, M2, M30, M31, M32	—	M27, M28	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19	M18		13	
<i>Chrysopilus helvolus</i>	—>—	—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		—>—	
COENOMYIIDAE											
<i>Anacanthaspis bifasciata</i>	M1, M2 M30, M31, M32	M33	M27, M28	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19	M18		14	
TABANIDAE											
<i>Tabanus autumnalis brunne- cens</i>	M2 M30 ¹ , M30 ² M31, M32 M34	M33 M35	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M18 M20		16	
<i>Silvius latifrons latifrons</i>	M2 M30 ¹ , M30 ² M31, M32 M34	M33 M35	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M18 M20		16	
<i>Hibomitra nigricornis</i>	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		—>—	
<i>Haematopota pluvialis</i>	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		—>—	
<i>Chrysops dissectus</i>	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—		—>—	

расщепление мышц *M30* и возникновение мышцы *M34*. Это, несомненно, обеспечивает у *Tabanidae* большую подвижность эдеагального комплекса по сравнению с *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*. Возможно, это связано с тем, что у *Tabanidae* копуляция происходит в полете (Н. Г. Олсуфьев, 1977), в то время как (по личному сообщению Э. П. Нарчук и наблюдениям автора) *Rhagionidae* чаще копулируют на субстрате.

Во-вторых, у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* имеются 2 пары тергостеральных мышц-синергистов *M5*¹ и *M5*², связывающих гипандрий и эпандрий. У *Tabanidae* есть только 1 пара — *M5*, соединяющая эпандрий с латеральным краем гипандрия. Эта пара соответствует *M5*¹ *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*. Таким образом, у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* наблюдается более жесткая связь между эпандрием и гипандрием по сравнению с *Tabanidae*.

В то же время в отличие от *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* у *Tabanidae* имеется пара мышц *M35*, связывающая дорсальные отростки базистилей с гипандрием. Мышцы *M35* *Tabanidae* и *M5*² *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* одним концом связаны с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. Другим концом *M35* *Tabanidae* прикрепляется к краю гипандрия в месте сочленения с эпандрием, в то время как *M5*² *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* прикрепляется к краю эпандрия в месте сочленения с гипандрием. Однако нет достаточно материала для ответа на вопрос, можно ли считать это перемещением места прикрепления мышц с одного склерита на другой.

В-третьих, у *Rhagionidae*, *Coenomyiidae* и *Tabanidae* найдено разное число мышц, связывающих IX сегмент с VIII. У *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* имеются только 2 пары мышц: *M18*, идущие от гипандрия к VIII стерниту, и *M19*, соединяющие эпандрий с VIII тергитом. У *Tabanidae*, кроме того, есть еще пара мышц — *M20*, тянущаяся от гипандрия к VIII тергиту. Это обеспечивает у *Tabanidae* более сильную связь генитального сегмента с VIII сегментом, и, вероятно, большую его подвижность.

Сходство мускулатуры гениталий самцов *Coenomyiidae*, *Rhagionidae* и *Tabanidae* заключается в следующем. Мышцы гипандрия *M33*, мышцы-антагонисты дистистилей *M27* и *M28*, мышцы проктигера *M21* и церок *M29* одинаковы во всех 3 семействах. Также одинаковы во всех 3 семействах 4 пары мышц эдеагального комплекса. Мышцы *M30* *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*, идущие от базальной части аподемы эякулятора к дорсальным отросткам базистилей, не отличаются от *M30*¹ *Tabanidae* и выполняют те же функции. Мышцы *M31*, идущие от аподемы эякулятора к вентральной пластинке чехла эдеагуса, мышцы *M32*, связывающие аподему эякулятора с эякуляторными склеритами, мышцы *M2*, связывающие чехол эдеагуса с базистилиями, одинаковы по местам прикрепления и функциям в этих трех семействах, только у некоторых *Tabanidae* (*Haematopota pluvialis* и *Chrysops dissectus*) последние существенно ослаблены.

Таким образом, выявлено практически полное сходство мускулатуры гениталий самцов *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*, что может рассматриваться как результат близкого родства этих групп. Это совпадает с мнением Штукенберга (Stuckenberg, 1973) и Хакмана и Вяйсянена (Hackman,

Väisänen, 1985), полученным при обсуждении других структур и групп признаков. В связи с этим *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*, очевидно, не могут быть помещены в разные надсемейства, как это делают Хенниг (Hennig, 1967, 1973), Стейскал (Steyskal, 1974), Нагатоми (Nagatomi, 1977, 1984) и другие авторы.

При сравнении мускулатуры гениталий самцов *Rhagionidae*, *Coenomyiidae* и *Tabanidae* выявлены следующие тенденции. У *Tabanidae* по сравнению с *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* наблюдается интенсификация функций структур эдеагального комплекса, а именно — увеличение числа мышц эдеагального комплекса. У *Tabanidae* имеется более сильная связь между IX и VIII сегментами при наличии 3 пар мышц. В то же время у *Tabanidae* по сравнению с *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* отмечено упрощение и ослабление связи между гипандрием и эпандрием вследствие сокращения числа мышц с 2 до 1 пары.

Отличия в строении мускулатуры гениталий самцов *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* от *Tabanidae* свидетельствуют против сближения *Rhagionidae* с *Tabanidae* и подтверждают точку зрения Штукенберга (Stuckenberg, 1973), Хакмана и Вайсянена (Hackman, Väisänen, 1985) о переносе *Rhagionidae* из надсемейства *Tabanoidea* в надсемейство *Xylophagoidea*.

ГЛАВА 3

СКЕЛЕТ И МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ В НАДСЕМЕЙСТВЕ BOMBYLIOIDEA

В настоящее время в надсемейство Bombylioidea или Nemestrinoidea (Hennig, 1972) обычно объединяют 3 семейства: Nemestrinidae, Acroceridae и Bombyliidae (Б. Б. Родендорф, 1977, 1980; В. Ф. Зайцев, 1984; Edwads, 1930; Hennig, 1954, 1967, 1972; Steyskal, 1974). Однако ранее эти семейства чаще относили к разным надсемействам (Б. Б. Родендорф, 1964; Bezzi, 1903; Handlirsh, 1908; Verral, 1909; Hendel, 1936—1937; Lindner, 1949; Hardy, 1951, 1953; Steyskal, 1953; Colles, McAlpine, 1970). В частности, Acroceridae помещали рядом со Stratiomyidae, Nemestrinidae с Tabanidae, а Bombyliidae с Therevidae (Б. Б. Родендорф, 1964; Steyskal, 1953), но и позднее некоторые авторы не были уверены в монофилии этого надсемейства. Так, Хенниг (Hennig, 1972) высказывал сомнения в том, что Bombyliidae принадлежат к Nemestrinoidea. Хакман и Ваясянен (Hackman, Väisänen, 1985) на основе изучения костальной хетотаксии считают, что это надсемейство является гетерогенным, и Bombyliidae представляют собой самостоятельную линию развития. В последние десятилетия некоторые авторы стали разделять Bombyliidae на четыре самостоятельных семейства: Cyrtosiidae, Systropidae, Usiidae, Bombyliidae (Б. Б. Родендорф, 1964, 1977, 1980; Hennig, 1966). В. Ф. Зайцев (1984) выделил еще одно самостоятельное семейство — Phthiriidae. Другие авторы продолжают рассматривать Bombyliidae как одно семейство (Painter et al., 1978; Hull, 1973; Hall, 1975, 1981; Bowden, 1975; Greathead, 1980).

В. Ф. Зайцев (1984), утверждая монофилию надсемейства, предложил схему филогенетических отношений Bombylioidea. Он считал, «что среди современных или ископаемых Bombylioidea трудно выделить группу, которую можно считать исходной для всего надсемейства. Из числа известных на сегодняшний день ископаемых форм бомбилиоидей практически все уже обладают какими-либо продвинутыми признаками». Acroceridae и Nemestrinidae В. Ф. Зайцев рассматривает как более примитивные семейства, а Bombyliidae — как наиболее продвинутое. По его мнению, от предкового ствола отошли две линии, одна из которых затем дала Acroceridae и Nemestrinidae, другая — Cyrtosiidae, Systropidae, Phthiriidae, Usiidae и Bombyliidae. В. Ф. Зайцев отмечает, что «эволюцию всех

бомбилионидей определяли два ведущих фактора — развитие хищничества и паразитизма личинок, а также становление облигатной антофилии имаго». Их объединяет такой комплекс признаков, как ротовой аппарат личинок, приспособленный для прокалывания покровов хозяина, удлинение хоботка имаго, совершенствование полета, при сохранении плезиоморфного характера жилкования крыльев, ослабление ног.

К настоящему времени скелет гениталий Bombyliidae хорошо изучен. Достаточно сослаться на работы Коле (Cole, 1927), Могана (Maughan, 1935), Гессе (Hesse, 1938, 1956), В. Ф. Зайцева и З. С. Кауфмана (1962), Боудена (Bowden, 1964), В. Ф. Зайцева (1966, 1969), Халла (Hull, 1973), Теодора (Theodor, 1983). Описание строения гениталий самцов Nemestrinidae приводится в работах Ангуло (Angulo, 1971), Бернарди (Bernardi, 1973), однако рисунки в этих работах недостаточно детальные. Мускулатура гениталий самцов Bombylioidea ранее не изучалась.

В данной работе мускулатура гениталий самцов рассматривается у 5 видов надсемейства Bombylioidea: 1 вида Nemestrinidae, 1 — Acroceridae и 3 — Bombyliidae, относящихся к 2 подсемействам (Echoprosopinae и Bombyliinae).

3.1. СЕМЕЙСТВО NEMESTRINIDAE

Генитальный сегмент не повернут вокруг продольной оси тела. Эпандрий сохраняет следы парного происхождения. Проктигер и церки слабо склеротизованные. IX стернит у *Hirmoneura* представляет собой пластинку, одинаковую по длине с базистилиями. К базистилиям подвижно причленены дистистили. Базистили у *Hirmoneura* не слиты. Чехол эдеагуса простой и монолитный, сочленен с дорсальными отростками базистилей. Эякуляторный комплекс представлен только аподемой эякулятора.

Hirmoneura oldenbergi Lichtwardt (рис. 82—90)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 2.VII.1980.

С эдеагальным комплексом связаны 5 пар мышц — M1, M2, M30, M31 и M32. Короткие мощные ретракторы чехла эдеагуса M1 связывают латеральный край чехла эдеагуса с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. Мышцы M1, сокращаясь, втягивают чехол эдеагуса и разворачивают его вентрально. Мощные протракторы чехла эдеагуса M2 — антагонисты M1 — широкими пучками идут от наружной поверхности вентральной пластинки чехла эдеагуса к внутренней поверхности латеральной части базистилей. Сокращаясь, они выдвигают чехол эдеагуса и несколько разворачивают его дорсально. Небольшие ретракторы аподемы эякулятора M30 прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дорсальным отросткам базистилей. Сокращаясь, они втягивают аподему эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора M31 связывают вентральную часть дистальной половины аподемы эякулятора с внутренней поверхностью вентральной пластинки чехла эдеагуса. Эти мышцы обеспечивают выдвижение аподемы эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора M32 — синергисты M31 — идут от дорсальной части

дистальной половины аподемы эякулятора к внутренней поверхности дорсальной пластинки чехла эдеагуса.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* связывают середину базального края дистистилей с базистилиями. Эти мышцы приводят дистистили. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* соединяют латеральную часть базального края дистистилей с латеральной частью базистилей. Эти мышцы вызывают отведение дистистилей.

В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — *M5¹* и *M5²*. Мощные парные мышцы *M5¹* прикрепляются к латеральному краю гипандрия у основания дорсальных отростков базистилей и к внутренней поверхности латеральной части эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Парные мышцы *M5²* — синергисты *M5¹* — связывают дорсальные отростки базистилей с латеральной частью базального края эпандрия.

У этого вида найдены 2 пары эпандриальных мышц — *M21* и *M29*. Слабые ретракторы проктигера *M21* идут от мембранозного проктигера к базальному краю эпандрия. При сокращении они стягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Длинные ретракторы церок *M29* тянутся от церок к проктигеру. Сокращаясь, они стягивают церки.

К группе интерсегментных мышц относятся 3 пары — *M18*, *M19¹* и *M19²*. Мощные ретракторы гипандрия *M18* связывают базальный край гипандрия с базальным краем VIII стернита. Сокращаясь, они стягивают гипандрий. Ретракторы эпандрия *M19¹* прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеральной части VIII тергита. Эти мышцы стягивают эпандрий. Парные мышцы *M19²* — синергисты *M19¹* — прикрепляются к латеральной части базального края эпандрия и к середине VIII тергита.

3.2. СЕМЕЙСТВО ACROCERIDAE

Эпандрий у Acroceridae неразделенный. Проктигер и церки чаще слабо склеротизованные. IX стернит слит с базистилиями. Базистилии соединены между собой дорсально в базальной половине. Дистистили небольшие, малоподвижные. Чехол эдеагуса хорошо развит, не причленен к базистилиям. Эякуляторный комплекс включает эякуляторные склериты и аподему эякулятора. Эякуляторные склериты у *Oligoneura* развиты очень сильно.

Oligoneura satoi Ôuchi (рис. 91—98)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 12.VI—17—VII.1981.

Эдеагальный комплекс функционирует за счет сокращений 4 пар мышц — *M2*, *M30*, *M31* и *M32*. Длинные протракторы чехла эдеагуса *M2* идут от латеральной части чехла эдеагуса к дистальной части базистилей. Сокращаясь, они выдвигают чехол эдеагуса. Длинные ретракторы аподемы эякулятора *M30* связывают базальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. С помощью

этих мышц аподема эякулятора втягивается вовнутрь. Длинные протракторы аподемы эякулятора *M31* тянутся от аподемы эякулятора к дистальной части внутренней поверхности чехла эдеагуса. Эти мышцы выдвигают аподему эякулятора. Мощные короткие парные мышцы *M32* связывают аподему эякулятора с эякуляторными склеритами. При сокращении они прижимают эякуляторные склериты к аподеме эякулятора.

Флексоры гипандрия *M27* соединяют латеральный край базистилей с базальным краем гипандрия. В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — *M5¹* и *M5²*. Парные мышцы *M5¹* прикрепляются к базальному краю гипандрия и к латеро-базальной части эпандрия. При сокращении они прижимают гипандрий к эпандрию. Длинные парные мышцы *M5²* — синергисты *M5¹* — тянутся от наружной поверхности дорсальных отростков базистилей к дистально-латеральному краю эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию и несколько выдвигают его.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* идут от проктигера к эпандрию. Сокращаясь, они втягивают проктигер. Ретракторы церок *M29* связывают край церок с проктигером. При сокращении они втягивают церки.

У этого вида найдены 3 пары интерсегментных мышц — *M18*, *M19*, *M36*. Очень слабые ретракторы гипандрия *M18* прикрепляются к латеральной части базального края гипандрия и к латеральной части базального края VIII стернита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий. Ретракторы эпандрия *M19* прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеро-базальной части VIII тергита. Эти мышцы втягивают эпандрий. Ретракторы эпандрия *M36* тянутся от латеральной части базального края эпандрия к латеральной части базального края VIII стернита. При сокращении они втягивают эпандрий и поворачивают его.

3.3. СЕМЕЙСТВО BOMBYLIIDAE

Генитальный сегмент у самцов Bombyliidae обычно повернут вокруг продольной оси тела. Угол поворота бывает различным. Эпандрий в виде цельной пластинки. Проктигер и церки чаще слабо склеротизованные. IX стернит либо редуцирован полностью, либо слит с основанием базистилей, редко представлен небольшим склеритом. Базистили слиты у основания, к ним причленены дистистили. Эдеагальный комплекс расположен между базистилиями. Базальная часть эдеагального комплекса представлена аподемой эякулятора и эякуляторными склеритами, которые у Bombyliidae чаще обозначают как латеральные аподемы эдеагуса.

Подсемейство Exoprosopinae

Villa hottentotta Linnaeus (рис. 99—106)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 13.VII—19.VIII.1980—1981.

Эдеагальный комплекс функционирует за счет сокращения 5 пар мышц — *M1*, *M2*, *M30*, *M31* и *M32*. Короткие мощные протракторы чехла

эдеагуса *M1* прикрепляются к наружной поверхности латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса и к латеральной части базистилей. Сокращаясь, эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. Длинные ретракторы чехла эдеагуса *M2* — антагонисты *M1* — прикрепляются к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базальному краю гипандрия. При сокращении эти мышцы втягивают чехол эдеагуса и, разворачивая его, прижимают к базистилиям. Ретракторы аподемы эякулятора *M30* связывают базальную часть аподемы эякулятора с латеральным краем гипандрия базальнее места прикрепления *M1*. При сокращении этих мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Короткие парные протракторы аподемы эякулятора *M31* широким пучком идут от вентрально-дистальной части аподемы эякулятора к внутренней поверхности латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц происходит выдвигание аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M32* связывают дистальную половину аподемы эякулятора с дорсальной стороны с эякуляторными склеритами. Сокращаясь, они отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора.

Движение дистистилей осуществляется с помощью 2 пар мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* соединяют середину базального края дистистилей с базистилиями, занимая почти всю внутреннюю поверхность последних. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Значительно более слабые абдукторы дистистилей *M28* связывают выступ базального края дистистилей с медиальной частью базистилей. Эти мышцы при сокращении отводят дистистили.

В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — *M5¹* и *M5²*. Короткие мощные парные мышцы *M5¹* прикрепляются к наружной поверхности дорсо-латеральной стенки гипандрия и к внутренней поверхности латеро-базальной области эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Длинные пучки парных мышц *M5²* — синергисты *M5¹* — тянутся от середины базального края гипандрия к латеральной части базального края эпандрия. Эти мышцы значительно слабее *M5¹*. При сокращении они действуют аналогично *M5¹*.

В группу эпандриальных мышц входят 4 пары — *M21*, *M29¹*, *M29²*, *M37*. Короткие мощные ретракторы проктигера *M21* связывают склериты проктигера с эпандрием. Сокращаясь, они втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок *M29¹* прикрепляются к базальному краю церок и к середине склеритов проктигера. При сокращении они втягивают церки. Синергисты этих мышц — *M29²* — связывают латеральную часть мембранозного края церок с латеральной частью проктигера. Сокращаясь, они так же, как и *M29¹*, втягивают церки. Внутри церок найдены небольшие мышцы *M37*, соединяющие внутреннюю стенку церок с наружной. При сокращении они сжимают церки.

У этого вида найдены 3 пары интерсегментных мышц — *M18*, *M19*, *M36*. Ретракторы гипандрия *M18* несимметричны. Это связано, видимо, с поворотом гениталий на 90° относительно прегенитальных сегментов. Один пучок мышц, короткий и мощный, связывает середину базального края гипандрия с левой частью базального края VIII стернита. Другой пучок

мышц, длинный и более слабый, тянется от базального края гипандрия к правой части базального края VIII стернита. Сокращаясь, эти мышцы могут втягивать гипандрий и несколько разворачивать его. Короткий и мощный непарный ретрактор эпандрия $M19$ связывает середину базального края эпандрия с левой частью базального края VIII тергита. При сокращении этот мускул втягивает эпандрий и разворачивает его. Длинный непарный ретрактор эпандрия $M36$ идет от середины базального края эпандрия к середине базального края VIII стернита. Сокращаясь, он втягивает эпандрий и поворачивает его.

Hemipenthes maurus Linnaeus (рис. 107—114)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 14.VI—21.VIII.1980—1981.

У этого вида с функционированием эдеагального комплекса связаны также 5 пар мышц — $M1$, $M2$, $M30$, $M31$, $M32$. Короткие мощные протракторы чехла эдеагуса $M1$ соединяют наружную поверхность латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса с латеральной частью базистилей. При сокращении они прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. Ретракторы чехла эдеагуса $M2$ — антагонисты $M1$ — связывают базальный край вентральной пластинки чехла эдеагуса с базальным краем гипандрия. Сокращаясь, они втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к базистилиям. Мощные ретракторы аподемы эякулятора $M30$ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к латеральному краю гипандрия базальнее места прикрепления $M1$. Сокращаясь, $M30$ втягивают аподему эякулятора. Короткие мощные протракторы аподемы эякулятора $M31$ связывают вентральную часть дистальной половины аподемы эякулятора с внутренней поверхностью латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц аподема эякулятора выдвигается. Мощные протракторы аподемы эякулятора $M32$ прикрепляются к дистальной половине аподемы эякулятора с дорсальной стороны и к эякуляторным склеритам. При сокращении эти мышцы отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора.

Дистистили двигаются с помощью 2 пар мышц — $M27$ и $M28$. Мощные аддукторы дистистилей $M27$ тянутся от середины базального края дистистилей к базальной области базистилей. Эти мышцы осуществляют приведение дистистилей. Значительно более слабые абдукторы дистистилей $M28$ идут от выступа базального края дистистилей к середине базистилей. Эти мышцы осуществляют отведение дистистилей.

К тергостермальным мышцам относятся 2 пары — $M5^1$ и $M5^2$. Короткие мощные мышцы $M5^1$ связывают латеральную область гипандрия с внутренней поверхностью латеро-базальной области эпандрия. При сокращении эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Длинные пучки парных мышц $M5^2$ — синергисты $M5^1$ — соединяют наружную поверхность латеральной части базального края гипандрия с латеральной частью базального края эпандрия. Мышцы $M5^2$ значительно слабее мышц $M5^1$. Сокращаясь, эти мышцы действуют совместно с $M5^1$.

К группе эпандриальных мышц у этого вида относятся 3 пары — $M21$, $M29^1$, $M29^2$. Ретракторы проктигера $M21$ прикрепляются к слабо склеротизованному проктигеру и к базальной части эпандрия. Сокращаясь, они втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Слабые ретракторы церок $M29^1$ тянутся от базального края церок к проктигеру. Сокращаясь, эти мышцы втягивают церки. Несколько более сильные мышцы $M29^2$ — синергисты $M29^1$ — связывают латеральную часть базального края церок и латеральный край мембранозного проктигера. При сокращении они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары — $M18$, $M19$ и $M36$. Ретракторы гипандрия $M18$ несимметричны. Более мощный правый пучок идет от латеральной части базального края гипандрия к середине базального края VIII стернита. Левый пучок прикрепляется к середине базального края гипандрия и к левой части базального края VIII стернита. При сокращении эти мышцы втягивают гипандрий и разворачивают его. Ретракторы эпандрия $M19$ также несимметричны. Левый мощный и короткий мускул связывает середину базального края эпандрия с левой частью базального края VIII тергита. Правый, значительно более слабый мускул прикрепляется к латеральной части базального края эпандрия и к середине VIII тергита. Сокращаясь, эти мышцы разворачивают и втягивают эпандрий. Длинный непарный ретрактор эпандрия $M36$ тянется от левой части базального края эпандрия к левой части VIII стернита. Сокращаясь, он втягивает эпандрий и поворачивает его.

Подсемейство *Bombyliinae*

Anastoechus nitidulus Fabricius (рис. 115—121)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 9.V.—20.VI.1982.

Эдеагальный комплекс двигается с помощью 5 пар мышц — $M1$, $M2$, $M30$, $M31$, $M32$. Короткие мощные протракторы чехла эдеагуса $M1$ связывают наружную поверхность латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса с латеральной частью базистилей. Сокращаясь, они прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и несколько выдвигают его наружу. Длинные ретракторы чехла эдеагуса $M2$ — антагонисты $M1$ — идут от базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса к базальному краю гипандрия. При сокращении они втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к базистилиям. Мощные ретракторы аподемы эякулятора $M30$ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к латеральному краю гипандрия базальнее места прикрепления $M1$. При сокращении $M30$ втягивают аподему эякулятора. Парные мышцы $M31$ — протракторы аподемы эякулятора — соединяют вентральную часть дистальной половины аподемы эякулятора с внутренней поверхностью латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц аподема эякулятора выдвигается. Мощные протракторы аподемы эякулятора $M32$ идут от дистальной половины аподемы эякулятора с дорсальной стороны к эякуляторным склеритам. Сокращаясь, эти мышцы отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора.

Движение дистистилей обеспечивается 2 парами мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* прикрепляются к середине базального края дистистилей и к базальной области базистилей. Сокращаясь, они приводят дистистили. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* тянутся от выступа базального края дистистилей к середине базистилей. Эти мышцы осуществляют отведение дистистилей.

В группу тергостернальных мышц входят 2 пары — *M5¹* и *M5²*. Короткие мощные парные мышцы *M5¹* прикрепляются к латеральному краю гипандрия и к внутренней поверхности базальной области эпандрия. Сокращаясь, они прижимают гипандрий к эпандрию. Длинные пучки более слабых парных мышц *M5²* — синергисты *M5¹* — связывают базальный край гипандрия с базальным краем эпандрия. При сокращении эти мышцы действуют так же, как и *M5¹*.

К группе эпандриальных мышц относятся 3 пары мышц — *M21*, *M29¹*, *M29²*. Небольшие ретракторы проктигера *M21* прикрепляются к проктигеру и к базальному краю эпандрия. При сокращении эти мышцы вытягивают проктигер. Парные мышцы *M29¹* — ретракторы церок — идут от базального края церок к латеральной части проктигера. При сокращении эти мышцы вытягивают церки. Парные мышцы *M29²* — синергисты *M29¹* — связывают латеральную часть базального края церок с проктигером. При сокращении они вытягивают церки.

К группе интерсегментных мышц относятся 3 пары мышц — *M18*, *M19* и *M36*. Небольшие парные ретракторы гипандрия *M18* отходят от базального края гипандрия и направляются к латеральной части дистального края VIII стернита. При сокращении эти мышцы вытягивают гипандрий и разворачивают его. Парные ретракторы эпандрия *M19* развиты несимметрично. Более мощный левый мускул связывает середину базального края эпандрия с латеральной частью базального края VIII тергита. Более слабый правый мускул прикрепляется к латеральной части базального края эпандрия и к латеральной части базального края VIII тергита. Сокращаясь, они вытягивают и разворачивают эпандрий. Непарный ретрактор эпандрия *M36* связывает левую часть базального края эпандрия с левой частью базального края VIII стернита. При сокращении он вытягивает эпандрий и поворачивает его.

3.4. ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что изученные виды *Bombuliidae* относятся к 2 подсемействам, мускулатура гениталий самцов у них очень сходна (табл. 3). Большая часть мышц у этих видов не различается ни по местам прикрепления, ни по степени развития, ни по выполняемым функциям. В первую очередь это относится к группе мышц эдеагального комплекса: протракторам чехла эдеагуса *M1*, ретракторам чехла эдеагуса *M2*, ретракторам аподемы эякулятора *M30* и протракторам аподемы эякулятора *M31* и *M32*. Одинаковы у изученных видов приводящие и отводящие мышцы дистистилей *M27* и *M28*, соответственно, и тергостернальные мышцы *M5¹* и *M5²*, связывающие гипандрий с эпандрием. Достаточно сходны мышцы проктигера *M21* и ретракторы церок *M29¹* и *M29²*, связывающие церки

Таблица 3

Мышцы генитального аппарата самцов надсемейства Bombylioidea

Таксоны	Группа мышц										Общее число мышц
	мышцы гипандрия				тергостер- тальные	эпандрия		прегенитальные			
	эдеагуса	базистилей	дистисти- лей	проктигера		церок	эпандрия	гипандрия			
BOMBYLIIDAE											
Exoprosopinae											
<i>Villa hottentotta</i>	M1, M2 M30, M31 M32	—	M27 M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29 ¹ M29 ² M37	M19 M36	M18	16		
<i>Hemipenthes maurus</i>	M1, M2 M30, M31, M32	—	M27 M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29 ¹ M29 ²	M19 M36	M18	15		
Bombyliinae											
<i>Anastoechus nitidulus</i>	M1, M2 M30, M31, M32	—	M27 M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29 ¹ M29 ²	M19 M36	M18	15		
NEMESTRINIDAE											
<i>Hirmoneura oldenbergi</i>	M1, M2 M30, M31, M32	—	M27 M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29	M19 ¹ M19 ²	M18	14		
ACROCERIDAE											
<i>Oligoneura satoi</i>	M2 M30, M31, M32	—	M27	M5 ¹ M5 ²	M21	M29	M19 M36	M18	12		

с проктигером, несмотря на то, что проктигер у *Hemipenthes*, в отличие от *Villa* и *Anastoechus*, практически не склеротизован.

Небольшие различия найдены в группе интерсегментных мышц, что связано, очевидно, с разной степенью поворота генитального сегмента. У *Anastoechus* ретракторы гипандрия *M18* слабые и прикрепляются симметрично к базальному краю гипандрия и к дистальной части латерального края VIII стернита. Несимметричность более мощных ретракторов гипандрия *M18* у *Villa* в основном выражается в различной степени развития левого и правого мускула. Левый мускул более широкий и короткий, правый — длинный и узкий. В отличие от *Anastoechus* у *Villa* *M18* прикрепляются к латеральной части базального края VIII стернита. У *Hemipenthes* происходит смещение места прикрепления правого мускула *M18* на VIII стерните с латеральной части базального края на его середину, что усиливает несимметричность. Кроме того, у *Hemipenthes* в отличие от *Villa* более сильно развит правый мускул. Непарный мускул *M36* у *Anastoechus* и *Villa* прикрепляется к базальному краю эпандрия медиальнее *M5*² и к базальному краю VIII стернита. У *Hemipenthes* *M36* меняет место прикрепления, он отходит от базального края эпандрия латеральнее *M5*² и направляется к середине левой части VIII стернита. Парные несимметричные мышцы *M19*, соединяющие эпандрий с VIII тергитом у *Hemipenthes* и *Anastoechus*, становятся непарными у *Villa*, однако этот мышечный пучок сохраняет некоторые следы слияния. Мускулатура гениталий *Villa* отличается от таковой *Hemipenthes* и *Anastoechus* наличием небольшой дополнительной пары мышц *M37*, проходящей внутри церок.

Все перечисленные различия в мускулатуре гениталий изученных видов Bombyliidae нельзя считать существенными. В основном они затрагивают группу интерсегментных мышц, которые наиболее изменчивы и в других изученных семействах, а в таких важных группах мышц, как мышцы эдеагального комплекса и тергостернальные мышцы, различий не найдено.

Сравнивая мускулатуру гениталий самцов Bombyliidae и Nemestrinidae нужно отметить следующее. Несмотря на то, что эдеагальный комплекс у Nemestrinidae менее расчлененный, в этом семействе представлены все мышцы эдеагального комплекса, найденные у Bombyliidae: протракторы чехла эдеагуса *M1*, ретракторы чехла эдеагуса *M2*, мышцы *M30*, *M31* и *M32*. Тем не менее между ними есть достаточно много различий в степени развития мышц, местах прикрепления, а также в выполняемых ими функциях. Ретракторы аподемы эякулятора *M30* прикрепляются у Nemestrinidae к дорсальным отросткам базистилей в отличие от Bombyliidae, где они связаны с латеральным краем базистилей. У большинства других изученных семейств *M30* идут к дорсальным отросткам базистилей. У Bombyliidae дорсальные отростки несколько редуцированы, и, очевидно, с этим связано изменение прикрепления *M30*. Видимо, первоначальным состоянием *M30* в этом надсемействе нужно признать положение этих мышц, как у Nemestrinidae.

У Bombyliidae по сравнению с Nemestrinidae происходит смена функций мышц чехла эдеагуса *M1* и *M2*. У Nemestrinidae, как и в большинстве

других изученных семейств, *M1* представляют собой ретракторы, а *M2* — протракторы чехла эдеагуса. У *Bombyliidae* место прикрепления *M2* смещается с дистальной области базистилей, как у *Nemestrinidae*, на базальную и с базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса на наружную поверхность вентральной части чехла эдеагуса. В связи с этим мышцы *M2* принимают на себя функцию ретракторов чехла эдеагуса. В то же время из-за редукции и более дистального расположения дорсальных отростков базистилей у *Bombyliidae* по сравнению с *Nemestrinidae* связанные с ними мышцы *M1* становятся протракторами чехла эдеагуса. Возможно, все это вызвано морфологическими изменениями скелета гениталий *Bombyliidae*: редукцией IX стернита, слиянием базистилей, укорочением дорсальных отростков базистилей, т. е. образованием более компактной вентральной части гениталий. С перечисленными морфологическими изменениями связано также смещение места прикрепления абдукторов дистистилей *M28* с латеральной части базистилей (*Nemestrinidae*) на середину (*Bombyliidae*) и тергостернальных мышц *M5*² с дорсальных отростков базистилей (*Nemestrinidae*) на базальный край гипандрия (*Bombyliidae*).

Основные различия мускулатуры *Bombyliidae* и *Nemestrinidae* в группе мышц эпандрия и прегенитальных мышцах сводятся к следующему. У *Nemestrinidae* в отличие от *Bombyliidae* мышцы церок *M29* не расщеплены на 2 пары. Видимо, первичным состоянием в надсемействе нужно считать наличие 1 пары мышц церок, как и в других надсемействах. В связи с тем, что генитальный сегмент *Nemestrinidae* не инвертирован, все интерсегментные мышцы в отличие от *Bombyliidae* прикрепляются симметрично. У *Nemestrinidae* не найдены мышцы *M36*, связывающие эпандрий с VIII стернитом, обнаруженные из всех изученных семейств *Brachycera*—*Orthorrhapha* только у *Bombyliidae* и *Acroceridae*. Ретракторы эпандрия *M19* у *Nemestrinidae* в отличие от *Bombyliidae* расщеплены на 2 пары — *M19*¹ и *M19*². Некоторые случаи такого расщепления были уже описаны в предыдущих главах у *Solvidae* и *Stratiomyidae* (род *Ptecticus*).

В результате нужно отметить более специализированный характер как скелета, так и мускулатуры гениталий самцов *Bombyliidae*. Скелет и мышцы гениталий *Nemestrinidae* находятся ближе к исходному состоянию в этом надсемействе.

Скелет и мускулатура гениталий *Acroceridae* модифицированы. Различия найдены в степени развития мышц *M2* и *M32* у *Acroceridae* и *Nemestrinidae*. У *Acroceridae* протракторы чехла эдеагуса *M2* — узкие и длинные мышцы, в то время как у *Nemestrinidae* они представляют собой короткие и мощные пучки. В связи с наличием крупных хорошо развитых эякуляторных склеритов у *Acroceridae* усиливается и их мускулатура, мышцы *M32* становятся очень мощными. В гениталиях *Acroceridae* не найдены мышцы *M1*, связывающие чехол эдеагуса с дорсальными отростками базистилей у *Nemestrinidae* или с базистилиями у *Bombyliidae*. Наиболее вероятно, что первичным состоянием в этом надсемействе было наличие мышц *M1*, тем более, что в более примитивном надсемействе *Xylophagoidea* они имеются.

В связи с редукцией дистистилей у *Acroceridae* изменяются и мышцы, связанные с функционированием дистистилей. Мышцы *M28*, осуществляющие отведение дистистилей у *Nemestrinidae* и *Bombyliidae*, у *Acroceridae* отсутствуют. Мышцы *M27*, приводящие дистистили у *Nemestrinidae* и *Bombyliidae*, принимают на себя функцию флексоров гипандрия. В других изученных надсемействах эту функцию выполняют мышцы *M33*, отсутствующие у *Bombylioidea*. Мышцы *M5*² одним концом у *Nemestrinidae* и *Acroceridae* прикрепляются к дорсальным отросткам базистилей, однако другой конец связан с разными частями эпандрия — у *Nemestrinidae* с базальным краем, у *Acroceridae* — с дистальным. У *Bombyliidae* они связывают базальный край гипандрия с базальным краем эпандрия.

Ректракторы проктигера *M21* у *Acroceridae*, так же, как и у *Nemestrinidae*, развиты достаточно слабо и прикрепляются они к разным частям эпандрия: у *Nemestrinidae* — к базальной, у *Acroceridae* — к дистальной части. Интерсегментные мышцы, соединяющие гениталии с прегенитальным сегментом, у *Acroceridae* те же, что и у *Bombyliidae*, но они прикрепляются симметрично. К этой группе относятся ретракторы гипандрия — *M18*, ретракторы эпандрия — *M19* и *M36*. Особо нужно отметить парность мышц *M36* у *Acroceridae* в отличие от *Bombyliidae*, где они превращаются в непарный мускул. Это слияние можно связать только с поворотом генитального сегмента у *Bombyliidae*.

Достаточно сходны у *Acroceridae* и *Nemestrinidae* протракторы чехла эдеагуса *M2*, тянущиеся от наружной поверхности вентральной части чехла эдеагуса к дистальной части базистилей, ретракторы аподемы эякулятора *M30*, связывающие аподему эякулятора с дорсальными отростками базистилей, протракторы аподемы эякулятора *M31*, идущие от аподемы эякулятора к вентральной части чехла эдеагуса, мышцы *M32*, соединяющие аподему эякулятора с эякуляторными склеритами.

У *Acroceridae* так же, как и у *Nemestrinidae* и *Bombyliidae*, найдены 2 пары тергостернальных мышц *M5*¹ и *M5*², идущих от гипандрия к эпандрию. Мышцы *M5*¹ *Acroceridae* не отличаются от таковых *Nemestrinidae* и *Bombyliidae*. Ретракторы церок *M29* достаточно схожи у *Acroceridae* и *Nemestrinidae*.

В целом в характере мускулатуры гениталий самцов *Nemestrinidae*, *Acroceridae* и *Bombyliidae* много различий, т. е. изучение комплекса признаков мускулатуры гениталий самцов практически не дало новых аргументов в пользу объединения этих семейств в одно надсемейство, и рациональность этого объединения остается под вопросом. При этом к исходному состоянию скелета и мускулатуры гениталий самцов, видимо, наиболее близки *Nemestrinidae*, в то время как у *Acroceridae*, и, особенно, у *Bombyliidae* гениталии более специализированы, но эта специализация пошла в этих семействах в разных направлениях, так что *Acroceridae* и *Bombyliidae* представляют собой, очевидно, далеко разошедшиеся группы.

ГЛАВА 4

СКЕЛЕТ И МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ В НАДСЕМЕЙСТВЕ ASILOIDEA

К надсемейству Asiloidea обычно относят 5 семейств: Asilidae, Therevidae, Scenopinidae, Mydidae и Apioceridae (Б. Б. Родендорф, 1964; Hennig, 1967, 1968, 1972; Steyskal, 1974). Из них наиболее многочисленны и разнообразны Asilidae.

Халл (Hull, 1962) подразделяет Asilidae на 5 подсемейств: Dasypogoninae, Leptogastrinae, Laphrinae, Megapodinae и Asilinae. Мартин (Martin, 1968) возвел Leptogastrinae в ранг семейства. Папаверо (Papavero, 1973) поддержал выделение Leptogastridae. Папаверо подразделил Asilidae на 8 подсемейств и предложил следующую филогенетическую схему подсемейств. От предкового ствола Asilidae эволюционировали в двух направлениях, при этом образовались 2 группы подсемейств. Затем первая группа дала 3 ветви (подсемейства Arocleinae, Ommatiinae, Asilinae), а вторая разделилась еще на 2 подгруппы, одна из которых дала 2 ветви (Laphystiinae и Laphriinae), другая — 3 (Stenopogoninae, Trigonimiminae и Dasypogoninae). Однако Теодор (Theodor, 1976, 1980) придерживается деления Asilidae на 4 подсемейства: Leptogastrinae, Laphriinae, Dasypogoninae и Asilinae.

Строение скелета гениталий самцов Asilidae довольно хорошо изучено. Карл (Karl, 1959) опубликовал работу по сравнительному изучению скелета гениталий самцов надсемейства Asiloidea, придавая важность этим структурам для установления филогенетических путей в семействе. Однако в этой работе рассматривается в основном наружная часть скелета гениталий, основное внимание обращено на такие признаки, как форма эпандрия, гипандрия, базистилей, дистистилей, дистальной части эдеагуса. Практически не изучалась внутренняя часть скелета гениталий, в том числе наибольшая часть эдеагального комплекса — базальная часть чехла эдеагуса с аподемой эякулятора и связанными с ними скелитами.

Все больше авторов используют строение гениталий самцов Asilidae как систематический признак, приводят в своих работах рисунки гениталий (Weinberg, 1967; В. А. Рихтер, 1962, 1963а, б, 1968; Martin, 1968; Tsacas, 1968).

Наиболее значительными представляются работы Теодора (Theodor, 1976, 1980), в которых приводится детальное строение гениталий большого

числа видов Asilidae. На рисунках гениталий нескольких видов изображены мышцы — протракторы и ретракторы аподемы эякулятора. Описание гениталий Mydidae было дано Бекартом (Bequaert, 1961, 1963), Уилкоксом и Папаверо (Wilcox, Papaverio, 1971). Описания и рисунки гениталий самцов Apioceridae приведены в работах М. А. Казье (Cazier, 1982, 1985a, b).

Мускулатура гениталий самцов была описана Хеннигом (Hennig, 1936) только у одного представителя надсемейства Asiloidea — *Dioctria* sp., причем недостаточно подробно.

В настоящей работе описана мускулатура гениталий самцов у 11 представителей Asiloidea: 7 — Asilidae, относящимся к 5 подсемействам (Asilinae, Apocleinae, Laphriinae, Dasypogoninae и Leptogastrinae), 1 — Therevidae, 1 — Apioceridae и 2 — Mydidae.

4.1. СЕМЕЙСТВО ASILIDAE

Дорсальную часть гениталий самцов Asilidae составляет эпандрий, который или разделен на две части, связанные у основания, как у большинства Asilinae, или эти две половины частично, или полностью слиты, как у Laphriinae. Между двумя частями эпандрия или у его дистальной части, если эпандрий слит, расположен проктигер, состоящий из дорсальной и вентральной пластинок, и церки. IX стернит формирует вентробазальную часть гениталий. С IX стернитом связаны базистили различной формы. К базистилиям причленены дистистили. Края базистилей вытянуты в дорсальные отростки. Кроме того, базистили часто образуют латеральные отростки. Чехол эдеагуса расположен между базистилиями. Аподема эякулятора обычно имеет форму пластинки. Эякуляторные склериты хорошо развиты. Форма чехла эдеагуса бывает различной, часто он состоит из нескольких сочлененных склеритов.

Подсемейство Dasypogoninae

Cyrtopogon centralis Loew (рис. 122—129)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 26.V.—5.VI.1982.

Движение эдеагального комплекса обеспечивается сокращениями 6 пар мышц — $M1$, $M2$, $M30$, $M31$, $M32$, $M5^3$. Сильно развитые ретракторы чехла эдеагуса $M1$ — антагонисты $M2$ — тянутся от середины базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса к базальному краю гипандрия. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Короткие протракторы чехла эдеагуса $M2$ прикрепляются к латеро-базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базистилиям. При сокращении эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и выдвигают его наружу. Ретракторы аподемы эякулятора $M30$ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дорсальным отросткам базистилей. При сокращении этих мышц происходит втягивание аподемы эякулятора.

Мощные протракторы аподемы эякулятора *M31* прикрепляются широким пучком к вентрально-дистальной части аподемы эякулятора и к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц происходит выдвижение аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M32* связывают дорсо-дистальную часть аподемы эякулятора с эякуляторными склеритами. При сокращении эти мышцы отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора. Длинные парные мышцы *M5³* относятся к группе тергостернальных мышц, однако описываются в группе мышц эдеагального комплекса, так как представляют собой ретракторы чехла эдеагуса. Они идут от середины базального края дорсальной пластинки чехла эдеагуса к латеральной части эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к эпандрию.

Мощные флексоры гипандрия *M33* связывают базальный край базистилей с базальным краем гипандрия. При сокращении мышцы сжимают гипандрий. Аддукторы латеральных отростков базистилей *M38* идут от базальной части латеральных отростков базистилей к латеральной части гипандрия. Сокращаясь, эти мышцы приводят латеральные отростки базистилей.

Движение дистистилей осуществляется с помощью 2 пар мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* соединяют середину базального края дистистилей с базистилиями. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* прикрепляются к выступу базального края дистистилей и к латеральной части базистилей. При сокращении они отводят дистистили.

В группу тергостернальных мышц входят 3 пары — *M5¹*, *M5²* и *M5³*. Небольшие короткие парные мышцы *M5¹* соединяют наружную поверхность латеральной части базистилей с внутренней поверхностью латеральной части эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Парные мышцы *M5²* — синергисты *M5¹* — идут от основания дорсальных отростков базистилей к внутренней поверхности латеро-базальной части эпандрия. При сокращении они действуют аналогично *M5¹*. Мышцы *M5³* были описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

В группу эпандриальных мышц входят 2 пары — *M21* и *M29*. Широкие мощные ретракторы проктигера *M21* прикрепляются к проктигеру и к эпандрию, занимая почти всю его внутреннюю поверхность. При сокращении эти мышцы втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок *M29* связывают церки с дистальной частью проктигера. Эти мышцы, сокращаясь, втягивают церки.

К группе интерсегментных мышц относятся 3 пары — *M18*, *M19* и *M20*. Ретракторы гипандрия *M18* прикрепляются к середине базального края гипандрия и к середине базального края VIII стернита. Сокращаясь, эти мышцы втягивают гипандрий. Длинные ретракторы эпандрия *M19* тянутся от середины базального края эпандрия к латеро-базальным частям VIII тергита. При сокращении этих мышц втягивается эпандрий. Ретракторы гипандрия *M20* идут от латеральной части базального края гипандрия к середине VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий и отводят его от эпандрия.

Dioctria harcyniae Loew (рис. 130—136)

Материал: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 10—12.VII.1984.

Мышцы гениталий самцов *Dioctria harcyniae* Loew соответствуют таковым *Cyrtopogon*, поэтому описание их здесь не приводится. Отличия найдены практически только в группе прегенитальных мышц и заключаются в отсутствии мышц *M18* у *Dioctria*, связывающих гипандрей с VIII стернитом, однако у *Dioctria* редуцирован и VIII стернит. Место прикрепления мышц *M20*, идущих от гипандрии к VIII тергиту, смещено к середине гипандрии, что связано, видимо, с отсутствием мышц *M18*. Различия найдены также в степени развития ретракторов проктигера *M21*. У *Cyrtopogon* они развиты значительно более сильно. Хенниг (Hennig, 1936) описал мускулатуру гениталий самца *Dioctria* sp., однако в его описании не было отмечено несколько пар мышц: ретракторы аподемы эякулятора *M30*, протракторы чехла эдеагуса *M2*, ретракторы чехла эдеагуса *M1* и ретракторы эпандрии *M19*.

Подсемейство Leptogastrinae

Leptogaster cylindrica Degeer (рис. 137—144)

Материал: пос. Синявино, Ленинградская обл., 2—7.VIII.1987.

С эдеагальным комплексом связаны 6 пар мышц — *M1*, *M2*, *M30*, *M31*, *M32*, *M5*³. Мощные ретракторы чехла эдеагуса *M1* прикрепляются к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базальной части гипандрии. Эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Небольшие протракторы чехла эдеагуса *M2* — антагонисты *M1* — связывают латеральные края вентральной пластинки чехла эдеагуса с базистилиями. При сокращении эти мышцы прижимают чехол эдеагуса к базистилиям и выдвигают его наружу. Ретракторы аподемы эякулятора *M30* прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дорсальным отросткам базистилей. При сокращении этих мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора *M31* тянутся широким пучком от вентрально-дистальной части аподемы эякулятора к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц происходит выдвигание аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M32* — синергисты мышц *M31* — идут от дорсо-дистальной части аподемы эякулятора к эякуляторным склеритам. Парные мышцы *M5*³ — ретракторы чехла эдеагуса — связывают середину базального края дорсальной пластинки чехла эдеагуса с базальной частью эпандрии. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к эпандрию.

Небольшие флексоры гипандрии *M33* прикрепляются к базальному краю базистилей и к латеральной части гипандрии. Эти мышцы сжимают гипандрей. Слабые аддукторы латеральных отростков базистилей *M38* идут от базального края латеральных отростков базистилей к латеральной части базистилей. При сокращении они приводят латеральные отростки базистилей.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* связывают середину базального края дистистилей с базистилиями. Эти мышцы приводят дистистили. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* тянутся от выступа базального края дистистилей к базистилиям. Мышцы *M28* отводят дистистили.

Найдены 3 пары тергостернальных мышц — *M5¹*, *M5²* и *M5³*. Мощные мышцы *M5¹* прикрепляются к латеральной части дорсального моста недалеко от места сочленения с базистилиями и к выростам эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Мышцы *M5²* — синергисты мышц *M5¹* — связывают латеральную часть гипандрия с базальной частью латерального края эпандрия. Мышцы *M5³* были описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — *M21* и *M29*. Небольшие ретракторы проктигера *M21* идут от латеробазального края проктигера к средней части эпандрия. Эти мышцы при сокращении вытягивают проктигер. Ретракторы церок *M29*, вытягивающие церки, связывают церки со средней частью проктигера.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары — *M18*, *M19* и *M20*. Ретракторы гипандрия *M18*, вытягивающие гипандрий, идут от латеральной части базального края гипандрия к средней части VIII стернита. Длинные ретракторы эпандрия *M19* тянутся от середины базального края эпандрия к латеральной части VIII тергита. Эти мышцы вытягивают эпандрий. Ретракторы гипандрия *M20* связывают базальный край гипандрия латеральнее места прикрепления мышц *M18* с средней частью VIII тергита. Сокращаясь, мышцы *M20* вытягивают гипандрий и отводят его от эпандрия.

Подсемейство *Laphriinae*

Choerades amurensis Hermann (Рис. 145—152)

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 9—17.VI.1982.

Эдеагальный комплекс у этого вида функционирует с помощью 6 пар мышц — *M1*, *M30¹*, *M30²*, *M31*, *M32*, *M5³*. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* идут от латеральной части базального края вентральной пластинки чехла эдеагуса к середине базального края гипандрия. Мышцы *M1* у *Choerades* значительно слабее, чем у *Cyrtopogon*. При сокращении они вытягивают чехол эдеагуса. Мощные ретракторы аподемы эякулятора *M30¹* связывают базальную часть аподемы эякулятора с латеральным краем гипандрия. При сокращении этих мышц происходит вытягивание аподемы эякулятора. Более слабые протракторы аподемы эякулятора *M30²* прикрепляются к дистальной части аподемы эякулятора и к латеральному краю гипандрия рядом с местом прикрепления *M30¹*. Эти мышцы прижимают аподему эякулятора к гипандрию и принимают участие в выдвижении аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора *M31* прикрепляются широким пучком к вентрально-дистальной половине аподемы эякулятора и к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц происходит выдвижение аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякуля-

тора М32 широким пучком идут от дорсальной части аподемы эякулятора к эякуляторным склеритам. При сокращении эти мышцы отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора. Небольшие парные мышцы М5³ связывают середину базального края дорсальной пластинки чехла эдеагуса с латеральной частью эпандрия. При сокращении они прижимают чехол эдеагуса к эпандрию.

Слабые флексоры гипандрия М33 связывают середину гипандрия с базальным краем базистилей. При сокращении мышцы сжимают гипандрий. Мощные аддукторы латеральных отростков базистилей М38 тянутся от латеральных отростков к середине гипандрия. Сокращаясь, эти мышцы приводят латеральные отростки базистилей.

Дистистили приводятся в движение 2 парами мышц — М27 и М28. Аддукторы дистистилей М27 прикрепляются к середине базального края дистистилей и к базистилиям. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Абдукторы дистистилей М28 связывают выступ базального края дистистилей с латеральной частью базистилей. При сокращении они отводят дистистили.

К группе тергостернальных мышц относятся 3 пары — М5¹, М5² и М5³. Все эти мышцы очень слабые по сравнению с тергостернальными мышцами подсемейства *Dasypogoninae*, и места их прикрепления занимают очень небольшую поверхность эпандрия. Небольшие веерообразные мышцы М5¹ соединяют дистальную часть латерального края базистилей с серединой внутренней поверхности эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Слабые парные мышцы М5² — синергисты М5¹ — прикрепляются к латеро-базальному краю гипандрия и к латеро-базальному краю эпандрия. При сокращении они действуют аналогично М5¹. Мышцы М5³ описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

Мышцы эпандрия М21 и М29 развиты очень слабо. Ретракторы проктигера М21 связывают латеральную часть базального края проктигера с эпандрием. При сокращении эти мышцы вытягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Ретракторы церок М29 соединяют церки с проктигером. При сокращении они вытягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары — М18, М19 и М20. Небольшой непарный ретрактор гипандрия М18 прикрепляется к середине базального края гипандрия и к середине базального края VIII стернита. При сокращении этот мускул вытягивает гипандрий. Небольшие ретракторы эпандрия М19 идут от середины базального края эпандрия к базальному краю VIII тергита. Сокращаясь, эти мышцы вытягивают эпандрий. Ретракторы гипандрия М20 прикрепляются к середине базального края гипандрия рядом с М18 и к середине базального края VIII тергита. При сокращении они вытягивают гипандрий.

Laphria gibbosa Linnaeus

Материал: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 15.VII.1981.

Мускулатура гениталий самцов этого вида не отличается от таковой *Choerades amurensis* Hermann.

Подсемейство Asilinae

Neoitamus navasardiani Richter (рис. 153—159)

Материал: Тебердинский государственный заповедник, Северный Кавказ, 10—12.VII.1984.

Эпандрий у этого вида мощный, вооруженный шипами. Базистили и дистистили также хорошо развиты. Чехол эдеагуса монолитный и компактный, сочленен с дорсальными отростками базистилей. Эякуляторные склериты не развиты. Аподема эякулятора имеет вид пластинки.

Эдеагальный комплекс в отличие от остальных Asilidae приводится в движение сокращением только 3 пар мышц — $M30$, $M31$ и $M5^3$. Ретракторы аподемы эякулятора $M30$ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дорсальным отросткам базистилей. При сокращении этих мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора $M31$ широким пучком прикрепляются к дистальной части аподемы эякулятора и к латеральной части базального края чехла эдеагуса. При сокращении этих мышц происходит выдвижение аподемы эякулятора. Длинные ретракторы чехла эдеагуса $M5^3$ тянутся от середины базального края чехла эдеагуса к латеральной части эпандрия. При сокращении эти мышцы втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к эпандрию.

Флексоры гипандрия $M33$ широким коротким пучком идут от вентрального края базистилей к дистальной части IX стернита. Сокращаясь, они прижимают базистили к IX стерниту. Мощные флексоры гипандрия $M38$ широким пучком прикрепляются к дорсальному краю базистилей и к середине IX стернита. При сокращении они прижимают базистили к IX стерниту.

От дистистилей отходят 2 пары мышц-антагонистов — $M27$ и $M28$. Сильно развитые парные аддукторы дистистилей $M27$ веерообразным пучком направляются от середины базального края дистистилей к латеро-базальной части базистилей. Сокращаясь, эти мышцы приводят дистистили. Более слабые абдукторы дистистилей $M28$ связывают выступ базального края дистистилей с латеро-дистальной частью базистилей. При сокращении они отводят дистистили.

В группу тергостернальных мышц входят 3 пары — $M5^1$, $M5^2$ и $M5^3$. Очень мощные парные мышцы $M5^1$ связывают наружную поверхность латеральной части базистилей у основания дорсальных отростков с внутренней поверхностью дисто-латеральной части эпандрия. При сокращении эти мышцы сжимают эпандрий и прижимают его к гипандрию. Небольшие парные мышцы $M5^2$ — синергисты $M5^1$ — прикрепляются к латеральной поверхности дорсальных отростков базистилей и к внутренней поверхности базальной части эпандрия. При сокращении эти мышцы прижимают дорсальные отростки базистилей к эпандрию. Мышцы $M5^3$ были описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — $M21$ и $M29$. Ретракторы проктигера $M21$ идут от базальной части внутренней поверхности проктигера к базальной части эпандрия. Сокращаясь, эти мышцы втягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Небольшие ретрак-

торы церок M29 соединяют базальный край церок с проктигером. При сокращении эти мышцы втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары: M18, M19 и M20. Мощные ретракторы гипандрия M18 прикрепляются к базальному краю гипандрия и к базальной части VIII стернита. Эти мышцы втягивают гипандрий. Длинные парные мышцы M19 — ретракторы эпандрия — идут от середины базального края эпандрия к базальной части VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают эпандрий. Небольшие парные мышцы M20 — ретракторы гипандрия — тянутся от латеральной части базального края гипандрия к середине VIII тергита. При сокращении они втягивают гипандрий.

Подсемейство Apocleinae

Trypanoides testaceipes Macquart (рис. 160—167)

М а т е р и а л: государственный заповедник «Кедровая падь», Южное Приморье, 21—24.V.1982.

В гениталиях самцов этого вида, как и у *Neoitamus navasardiani*, эпандрий представляет собой мощное образование. Дорсальные отростки базистилей очень длинные, выступающие на значительное расстояние за край гипандрия. Чехол эдеагуса *Trypanoides* образует латеральные отростки, одинаковые по длине с аподемой эякулятора. Их длина превышает таковую дорсальных отростков базистилей. Эякуляторные склериты не развиты.

Движение эдеагального комплекса обеспечивается сокращением 6 пар мышц — M30¹, M30², M31¹, M31², M31³ и M5³. Длинные ретракторы аподемы эякулятора M30¹ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дистальной части дорсальных отростков базистилей. При сокращении этих мышц происходит втягивание аподемы эякулятора. Мощные протракторы аподемы эякулятора M30² связывают дистальную половину аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. При сокращении эти мышцы выдвигают аподему эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора M31¹ прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к внутренней поверхности стенки чехла эдеагуса. При сокращении они выдвигают аподему эякулятора. Мощные парные мышцы M31² — синергисты M31¹ — связывают дистальную половину аподемы эякулятора с дистальной половиной отростков чехла эдеагуса. Сокращаясь, они прижимают аподему эякулятора к отросткам чехла эдеагуса и выдвигают аподему эякулятора. Небольшие парные мышцы M31³ соединяют дистальный конец аподемы эякулятора с дистальным концом отростков чехла эдеагуса. При сокращении эти мышцы прижимают аподему эякулятора к отросткам чехла эдеагуса и участвуют во втягивании аподемы эякулятора. Очень длинные протракторы чехла эдеагуса M5³ тянутся от дистального конца отростков чехла эдеагуса к внутренней поверхности дистальной части эпандрия. При сокращении они выдвигают чехол эдеагуса.

Флексоры гипандрия M33 широким коротким пучком идут от вентрального края базистилей к IX стерниту. При сокращении они прижимают

базистили к IX стерниту. Флексоры гипандрия *M38* тянутся от базального края латеральных отростков базистилей к середине IX стернита. При сокращении они прижимают базистили к IX стерниту.

Дистистили приводятся в движение 2 парами мышц — *M27* и *M28*. Аддукторы дистистилей *M27* прикрепляются к середине базального края дистистилей и к латеро-базальной части базистилей. При сокращении они приводят дистистили. Абдукторы дистистилей *M28* прикрепляются к выступу базального края дистистилей и к латеро-дистальной части базистилей. При сокращении они отводят дистистили.

К группе тергостернальных мышц относятся 3 пары — *M5¹*, *M5²* и *M5³*. Очень слабые, парные мышцы *M5¹* связывают середину латерального края гипандрия с латеральным краем эпандрия. Эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Парные мышцы *M5²* — синергисты *M5¹* — идут от середины дорсальных отростков базистилей к латеральной части базального края эпандрия. Парные мышцы *M5³* описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

К группе мышц эпандрия относятся 4 пары — *M21¹*, *M21²*, *M21³* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21¹* прикрепляются к середине проктигера и к латеральной части базального края эпандрия. Эти мышцы вытягивают проктигер и прижимают его к эпандрию. Парные мышцы *M21²* — синергисты *M21¹* — связывают латеральную часть проктигера с латеральным краем эпандрия. Мощные веерообразные парные мышцы *M21³* прикрепляются к латеральному краю проктигера и к дистальной половине эпандрия. Эти мышцы принимают на себя функции флексоров эпандрия. Небольшие ретракторы церок *M29* идут от церок к проктигеру. Эти мышцы вытягивают церки и прижимают их к проктигеру.

В группу интерсегментных мышц входят 5 пар — *M18¹*, *M18²*, *M19¹*, *M19²* и *M20*. Ретракторы гипандрия *M18¹* идут от середины базального края гипандрия к латеральным частям VIII стернита. Сокращаясь, они вытягивают гипандрий. Парные мышцы *M18²* — синергисты *M18¹* — тянутся от латеральной части базального края гипандрия к середине базального края VIII стернита. Эти мышцы развиты несколько слабее по сравнению с *M18¹*. Ретракторы эпандрия *M19¹* прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеральной части базального края VIII тергита. При сокращении они вытягивают эпандрий. Парные мышцы *M19²* — синергисты *M19¹* — связывают латеральную часть базального края эпандрия с серединой базального края VIII тергита. Ретракторы гипандрия *M20* прикрепляются к латеральной части базального края гипандрия и к середине VIII тергита. При сокращении они вытягивают и поворачивают гипандрий.

4.2. СЕМЕЙСТВО APIOCERIDAE

Дорсальную часть гениталий образуют массивный эпандрий с проктигером и небольшие церки. Вентральная часть представлена гипандрием с медиальными выростами и базистилиями. К базистилиям причленены дистистили, кроме того, базистили образуют латеральные отростки. Чехол эдеагуса сложный, расчлененный. Эякуляторные склериты небольшие. Аподемы эякулятора в виде пластинки.

Материал: Los Arrastas Baja Cal., Mexico, VI-15-1968, Cazier.

С эдеагальным комплексом связаны 6 пар мышц: *M1*, *M2*, *M30*, *M31*, *M32*, *M5*³. Длинные ретракторы чехла эдеагуса *M1* соединяют чехол эдеагуса с дорсальными отростками базистилей. При сокращении эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Длинные протракторы чехла эдеагуса *M2* прикрепляются к латеральной части вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базистилиям. Сокращаясь, мышцы *M2* выдвигают чехол эдеагуса наружу. Короткие ретракторы аподемы эякулятора *M30* связывают дорсомедиальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. Мышцы *M30* втягивают аподему эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора *M31* широким пучком идут от вентродистальной части аподемы эякулятора к базальному краю вентральной пластинки чехла эдеагуса. Эти мощные мышцы выдвигают эдеагус. Небольшие протракторы аподемы эякулятора *M32* соединяют дорсодистальную часть аподемы эякулятора с эякуляторными склеритами. Эти мышцы отводят дорсально и выдвигают аподему эякулятора. Небольшие мышцы *M5*³ прикрепляются к середине дорсального моста и к базальной части эпандрия. При сокращении эти мышцы несколько втягивают чехол эдеагуса и прижимают его к эпандрию.

Флексоры гипандрия *M33*¹ связывают базальный край базистилей со средней частью гипандрия. Эти мышцы сжимают гипандрий латерально. Флексоры гипандрия *M33*² идут от медиальных выростов гипандрия к базальному краю гипандрия. Мышцы *M33*² сжимают гипандрий. Мощные аддукторы латеральных отростков базистилей *M38* связывают латеральную часть базального края латеральных отростков с базистилиями. Мышцы *M38* приводят латеральные отростки базистилей.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — *M27* и *M28*. Аддукторы дистистилей *M27* тянутся от медиальной части базального края дистистилей к базистилиям. Сокращение этих мышц приводит дистистили. Абдукторы дистистилей *M28* идут от выступа базального края дистистилей к латеральной части базистилей. Эти мышцы отводят дистистили.

К группе тергостернальных мышц мы относим мышцы *M5*¹, *M5*² и *M5*³. Мышцы *M5*³ были описаны выше в группе мышц эдеагального комплекса. Очень мощные мышцы *M5*¹ связывают дорсальный мост с медиальной областью эпандрия. При сокращении эти мышцы прижимают гипандрий к эпандрию. Синергисты этих мышц — широкие короткие мышцы *M5*² — соединяют дорсальные отростки базистилей с латеральной частью базального края эпандрия.

К группе мышц эпандрия относятся 2 пары мышц — *M21* и *M29*. Очень слабые ретракторы проктигера *M21* идут от проктигера к эпандрию и втягивают проктигер. Слабые ретракторы церок *M29* тянутся от церок к проктигеру и втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары: *M18*, *M19* и *M20*. Небольшие ретракторы гипандрия *M18* прикрепляются к базальному краю гипандрия и к VIII стерниту. Эти мышцы втягивают гипандрий. Ретракторы эпандрия *M19* идут от базального края эпандрия к VIII тер-

гиту. Сокращаясь, эти мышцы втягивают эпандрий. Ретракторы гипандрия M_{20} — синергисты M_{18} — прикрепляются к базальному краю гипандрия латеральнее M_{18} и к латеральной части VIII тергита.

4.3. СЕМЕЙСТВО THEREVIDAE

Дорсальная часть гениталий представлена эпандрием с проктигером и церками. IX стернит небольшой, и вентральную часть гениталий в основном формируют базистили. Базистили несут подвижные дистистили. Края базистилей вытянуты в небольшие дорсальные и латеральные отростки. Чехол эдеагуса не расчлененный на отдельные склериты. Базальная часть чехла эдеагуса сильно вытянута. Аподема эякулятора представляет собой небольшую пластинку. Эякуляторные склериты не развиты.

Euphycus bocki Kröber (рис. 177—183)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье, 20—27.VIII.1980.

С эдеагальным комплексом связаны 5 пар мышц — M_1 , M_2 , M_{31} , M_{32} , M_5^3 . Ретракторы чехла эдеагуса M_1 прикрепляются к внутренней поверхности вентральной пластинки чехла эдеагуса и к базальному краю базистилей. Сокращаясь, эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Протракторы чехла эдеагуса M_2 — антагонисты M_1 — идут от наружной поверхности вентральной пластинки чехла эдеагуса к дистальной части базистилей. Эти мышцы выдвигают чехол эдеагуса наружу и прижимают его к базистилиям. Протракторы аподемы эякулятора M_{31} связывают вентрально-дистальную часть аподемы эякулятора с вентральной лопастью чехла эдеагуса. Сокращаясь, они выдвигают аподему эякулятора. Протракторы аподемы эякулятора M_{32} — синергисты M_{31} — соединяют дорсально-дистальную часть аподемы эякулятора с дорсальной лопастью чехла эдеагуса. Длинные протракторы чехла эдеагуса M_5^3 тянутся от базального края дорсальной лопасти чехла эдеагуса к дистальной части эпандрия. Мышцы M_5^3 выдвигают чехол эдеагуса и поворачивают его.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц — M_{27} и M_{28} . Мощные аддукторы дистистилей M_{27} прикрепляются к середине базального края дистистилей и к базальной части базистилей. Сокращение этих мышц вызывает приведение дистистилей. Более слабые абдукторы дистистилей M_{28} прикрепляются к выступу базального края дистистилей и к латеральной части базистилей. Сокращаясь, они отводят дистистили.

В группу тергостернальных мышц входят три пары M_5^1 , M_5^2 и M_5^3 . Небольшие парные мышцы M_5^1 связывают наружную поверхность латеральной части гипандрия с внутренней поверхностью латеральной части эпандрия. Мышцы M_5^1 прижимают гипандрий к эпандрию. Более мощные парные мышцы M_5^2 — синергисты M_5^1 — прикрепляются к дорсальным отросткам гипандрия и к латеро-базальной части эпандрия. Мышцы M_5^3 описаны в группе мышц эдеагального комплекса.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — M_{21} и M_{29} . Небольшие парные мышцы M_{21} — ретракторы проктигера — прикрепляются

к базальной части проктигера и к базальной части эпандрия. Сокращаясь, они прижимают проктигер к эпандрию. Длинные парные мышцы M_{29} — ретракторы церок — связывают церки с базальной частью проктигера. Эти мышцы втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 4 пары — M_{18}^1 , M_{18}^2 , M_{19}^1 и M_{19}^2 . Небольшие парные мышцы M_{18}^1 — ретракторы гипандрия — прикрепляются к середине базального края гипандрия и к латеро-базальной части VIII стернита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий. Более мощные парные мышцы M_{18}^2 — синергисты M_{18}^1 — тянутся от латеральной части базального края гипандрия к середине VIII стернита. Парные мышцы M_{19}^1 — ретракторы эпандрия — связывают середину базального края эпандрия с латеральной частью VIII тергита. При сокращении они втягивают эпандрий. Парные мышцы M_{19}^2 — синергисты M_{19}^1 — прикрепляются к латеральной части базального края эпандрия и к середине дистального края VIII тергита.

4.4. СЕМЕЙСТВО MYDIDAE

Эпандрий в виде небольшой пластинки. К эпандрию прицелены проктигер и церки. С вентральной стороны гениталий расположены сросшиеся базистили. Дорсальные и, особенно, латеральные отростки базистилей хорошо развиты. Дистистили у некоторых Mydidae, в том числе у *Perissocerus* и *Eremomydas*, отсутствуют, и их функцию захвата и удержания брюшка самки при копуляции выполняют латеральные отростки базистилей. Чехол эдеагуса сочленен с дорсальными отростками базистилей. Чехол эдеагуса нерасчлененный. Вентральная пластинка чехла эдеагуса вытянута. Аподема эякулятора в виде длинной узкой пластинки. Эякуляторные склериты не развиты.

Perissocerus transcaspicus Portschinsky (рис. 181—191)

Материал: Туркмения, Репетекский государственный заповедник, 5.IX.1984, В. Г. Каплин.

С эдеагальным комплексом связаны 4 пары мышц — M_2 , M_{30}^1 , M_{30}^2 , M_{31} . Протракторы чехла эдеагуса M_2 связывают вентральную пластинку чехла эдеагуса с дистальным краем гипандрия. Сокращаясь, они выдвигают чехол эдеагуса наружу и разворачивают его дорсально. Ретракторы аподемы эякулятора M_{30}^1 прикрепляются к базальной части аподемы эякулятора и к дорсальным отросткам базистилей. При сокращении они втягивают аподему эякулятора. Более мощные протракторы аподемы эякулятора M_{30}^2 идут от дистальной половины аподемы эякулятора к дистальной части дорсальных отростков базистилей. Сокращаясь, они выдвигают аподему эякулятора наружу. Протракторы аподемы эякулятора M_{31} прикрепляются к дистальной половине аподемы эякулятора с вентральной стороны и ко всей внутренней поверхности вентральной пластинки чехла эдеагуса. Эти мышцы выдвигают аподему эякулятора.

Флексоры гипандрия M_{33} связывают склеротизованный дистальный край гипандрия с базальным краем. При сокращении они сжимают ги-

пандрий. Несмотря на то, что дистистили отсутствуют, мышцы дистистилей *M27* сохраняются. Они становятся синергистами *M33*, взяв на себя функцию флексоров гипандрия. Парные мышцы *M27* расположены дорсальнее *M33* и соединяют мембранозный дистальный край гипандрия с базальным краем. Мощные парные мышцы *M38* — аддукторы латеральных отростков базистилей — идут от латеральных отростков к базистилиям. Они осуществляют приведение латеральных отростков.

К группе тергостернальных мышц относится только 1 пара — *M5*. Парные мышцы *M5* прикрепляются к дорсальным отросткам базистилей и к эпандрию. Сокращаясь, они прижимают гипандрий к эпандрию.

В группу эпандриальных мышц входят две пары *M21* и *M29*. Парные мышцы *M21* — ретракторы проктигера — связывают базальную часть проктигера с базальным краем эпандрия. При сокращении они втягивают проктигер. Парные мышцы *M29* — ретракторы церок — соединяют церки с проктигером. Сокращаясь, они втягивают церки.

У этого вида найдены 3 пары интерсегментных мышц — *M18*, *M19* и *M20*. Парные мышцы *M18* — ретракторы гипандрия — прикрепляются к базальному краю гипандрия и к VIII стерниту. Эти мышцы втягивают гипандрий. Длинные парные мышцы *M19* — ретракторы эпандрия — тянутся от базального края эпандрия к латеральной части VIII тергита. При сокращении они втягивают эпандрий. Парные мышцы *M20* — ретракторы гипандрия — идут от латерального края гипандрия к середине дистального края VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают гипандрий и разворачивают его.

Eremomydas bek Semenov (рис. 192—197)

Материал: окр. пос. Кундызды 45 км ЮВ г. Панфилова, 27—28.VI.1988.

Мускулатура гениталий самцов *Eremomydas bek* в общем соответствует таковой *Perissocerus transcaspicus*. Эдеагальный комплекс *Eremomydas bek* крупнее, и более мощно развиты протракторы чехла эдеагуса *M2* и протракторы аподемы эякулятора *M31*.

4.5. ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство Asilidae по комплексу признаков мускулатуры гениталий в отличие от всех других изученных семейств Brachycera—Orthorrhapha представляет собой очень разнообразную группу (табл. 4). Это касается и строения скелета гениталий Asilidae. Внутри семейства мускулатура гениталий одинакова только у Laphriinae: *Choerades* и *Laphria*. Очень небольшие различия, причем только в прегенитальных мышцах, найдены у разных представителей подсемейства Dasypogoninae, относящимся к одной трибе Stenopogonini: *Cyrtopogon* и *Dioctria*.

Однако всех изученных представителей Asilidae объединяет наличие 3 пар тергостернальных мышц, связывающих эпандрий с гипандрием — *M5*¹, *M5*² и *M5*³ и мышц *M38*, связывающих латеральные отростки базистилей с гипандрием. Наиболее характерной является пара мышц *M5*³, соединяющая базальную часть чехла эдеагуса с эпандрием. Эта пара

мышц найдена только у представителей семейств Asilidae, Apioceridae и Therevidae. Во всех ранее рассмотренных семействах мышцы от эдеагального комплекса направляются исключительно к гипандрию. Можно предположить, что эта пара мышц возникла путем расщепления тергостернальных мышц $M5$ и перемещения места прикрепления одной пары с базистилей на чехол эдеагуса.

По Папаверо (Papavero, 1973) Asilidae эволюционировали в двух направлениях. В первом случае (подсемейства Laphriinae, Dasypogoninae и Leptogastrinae) наблюдается усиление подвижности всего эдеагального комплекса при ослаблении фиксирующей функции гипандрия и эпандрия. Во втором случае (подсемейства Asilinae и Arocleinae) достигается более жесткая фиксация брюшка самки при малоподвижном чехле эдеагуса.

Мускулатура гениталий самцов Leptogastrinae и Dasypogoninae очень сходна, и различия сводятся в основном к степени развития некоторых мышц. Гениталии *Leptogaster* отличаются более слаборазвитыми флексорами гипандрия $M33$, аддукторами латеральных отростков базистилей $M38$ и ретракторами проктигера $M21$. Более сильно развиты у *Leptogaster* мышцы $M5^1$, прикрепляющиеся к выростам эпандрия и к латеральной части дорсального моста недалеко от места сочленения с базистилиями. Мышцы $M5^2$ *Leptogaster* в отличие от *Cyrtopogon* (Dasypogoninae) связывают латеральную часть гипандрия с базальной частью латерального края эпандрия. Остальные мышцы *Leptogaster* не отличаются от таковых *Cyrtopogon*. *Leptogaster* обладает характерными для Asilidae мышцами $M5^3$ и $M38$. Таким образом, признаки мускулатуры гениталий не дают оснований для подтверждения выделения Leptogastrinae как самостоятельного семейства, как это делают Мартин (Martin, 1968) и Папаверо (Papavero, 1973), поэтому мы, следуя Теодору (Theodor, 1976, 1980), рассматриваем Leptogastrinae как подсемейство.

Различия между мышцами гениталий в подсемействах Laphriinae и Dasypogoninae имеются и могут быть сведены к следующему. В подсемействе Laphriinae наблюдается расщепление ретракторов аподемы эякулятора $M30$ на 2 пары — $M30^1$ и $M30^2$. При этом мышцы $M30^2$ меняют свою функцию и становятся протракторами. У Laphriinae не найдены протрактеры чехла эдеагуса $M2$, связывающие у Dasypogoninae вентральную пластинку чехла эдеагуса с базистилиями. Таким образом, у Laphriinae по сравнению с Dasypogoninae при усилении функционирования аподемы эякулятора чехол эдеагуса становится менее подвижным.

Флексоры гипандрия $M33$ у Laphriinae развиты значительно слабее, чем у Dasypogoninae, однако это вполне компенсируется более мощными, чем у Dasypogoninae, мышцами латеральных отростков базистилей. Тергостернальные мышцы Laphriinae $M5^1$, $M5^2$, $M5^3$ и мышцы проктигера $M21$ развиты значительно слабее, чем таковые Dasypogoninae. Остальные мышцы эдеагального комплекса $M2$, $M32$, $M31$, дистистилей $M27$ и $M28$, церок $M29$, прегенитальные мышцы $M19$ и $M20$ не отличаются в подсемействах Laphriinae и Dasypogoninae.

Представители подсемейства Asilinae — *Neoitamus* и *Trypanoides* очень существенно отличаются как от Laphriinae, так и от Dasypogo-

Apocleinae

<i>Trypanoides testaceipes</i>	M30 ¹ M30 ² , M31 ¹ , M31 ² , M31 ³ M5 ³	M33 M38	M27 M28	M5 ¹ M5 ² (M5 ³)	M21 ¹ M21 ² M21 ³	M29	M19 ¹ M19 ²	M18 ¹ M18 ² M20	21
--------------------------------	--	------------	------------	--	--	-----	--------------------------------------	---	----

APIOCERIDAE

<i>Apiocera spectabilis</i>	M1, M2, M30, M31, M32, M5 ³	M33 ¹ , M33 ² , M38	M27 M28	M5 ¹ M5 ² (M5 ³)	M21	M29	M19	M18 M20	18
-----------------------------	--	---	------------	--	-----	-----	-----	------------	----

THEREVIDAE

<i>Euphycus bocki</i>	M1, M2, M31, M32, M5 ³	—	M27 M28	M5 ¹ M5 ² (M5 ³)	M21	M29	M19 ¹ M19 ²	M18 ¹ M18 ²	15
-----------------------	---	---	------------	--	-----	-----	--------------------------------------	--------------------------------------	----

MYDIDAE

<i>Perissocerus transcaspicus</i>	M2, M30 ¹ , M30 ² , M31	M33 ¹ M33 ² M38	—	M5	M21	M29	M19	M18 M20	13
<i>Eremomydas bek</i>	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—	—>—

Примечание. Мышцы M5³, тергостеральные по происхождению, переходящие к обслуживанию эдеагального комплекса, в графе «тергостеральные мышцы» приведены в скобках.

piniae. Различия в первую очередь выражены в редукции некоторых мышц эдеагального комплекса у Asilinae — протракторов чехла эдеагуса M2, ретракторов чехла эдеагуса M1, протракторов аподемы эякулятора M32. Это, видимо, связано с меньшей расчлененностью на отдельные склериты самого эдеагального комплекса у Asilinae. Вероятно, для Asilidae такая монолитность явление вторичное, тем более, что у представителей других семейств (Tabanidae, Bombyliidae, Rhagionidae и др.) склериты и мышцы, с ними связанные, найдены, поэтому наиболее вероятно, что предки Asilidae имели расчлененный эдеагальный комплекс и все мышцы, найденные у Laphriinae и Dasypogoninae. Противоположное предположение о независимом возникновении мышц M1, M2 и M32 представляется менее вероятным.

В результате эдеагальный комплекс *Neoitamus* имеет наименьшую способность к маневренности. У *Trypanoides* происходит вторичная интенсификация функций аподемы эякулятора за счет расщепления мышц, однако при этом чехол эдеагуса не становится более подвижным.

В какой-то степени уменьшение подвижности чехла эдеагуса компенсируется усилением функционирования гипандрия и эпандрия за счет более сильного развития флексоров гипандрия M38, а также увеличения размеров и склеротизации эпандрия при более мощном развитии мышц, которые проникают глубже в эпандрий и берут на себя функции флексоров эпандрия. Причем эти функции у *Neoitamus* и *Trypanoides* принимают разные мышцы: у *Neoitamus* — это тергостернальные мышцы M5¹ и отчасти M5³, в то время как у *Trypanoides* наибольшее развитие получают мышцы проктигера M21² и M21³, а также в какой-то степени M5³.

У Asilinae достигается более жесткая фиксация брюшка самки за счет усиления гипандрия и эпандрия и их мускулатуры, поэтому чехол эдеагуса может не быть очень подвижным.

Существенные различия найдены между мышцами гениталий 2 родов подсемейства Asilinae: *Neoitamus* и *Trypanoides*. Их относят к разным группам видов (Karl, 1959; Theodor, 1976), а Папаверо (Papavero, 1973) рассматривает их в разных подсемействах — Asilinae (*Neoitamus*) и Apocleinae (*Trypanoides*). У *Trypanoides* по сравнению с *Neoitamus* наблюдается значительное увеличение числа мышц за счет расщепления нескольких пар. В то время как у *Neoitamus* имеется 1 пара мышц M30 — ретракторов аподемы эякулятора, связывающих дорсальные отростки базистилей с базальной частью аподемы эякулятора, у *Trypanoides* найдены 2 пары мышц — M30¹ и M30², соединяющих дорсальные отростки с базальной и дистальной частью аподемы эякулятора соответственно. Видимо, это — результат расщепления M30. Очевидно, расщепление произошло в связи с очень значительным удлинением аподемы эякулятора и дорсальных отростков базистилей *Trypanoides* по сравнению с *Neoitamus*. Причем, если мышцы M30¹ *Trypanoides* так же, как и M30 *Neoitamus* — ретракторы аподемы эякулятора, то у мышц M30² происходит изменение функций и они становятся протракторами. Эти мышцы более сильно развиты, чем мышцы M30¹. Такое же расщепление было описано у Tabanidae и Mydidae.

Подобным образом, видимо, расщепились мышцы *M31*, представленные 1 парой у *Neoitamus* и 3 — у *Trypanoides*. Это также связано с очень большим удлинением аподемы эякулятора и латеральных отростков чехла эдеагуса, сравнивавшихся у *Trypanoides* по длине с аподемой эякулятора. Места прикрепления этих 3 мышц как на аподеме эякулятора, так и на отростках чехла эдеагуса, расположены близко друг к другу, что подтверждает происхождение этих пучков от 1 пары мышц.

Таким образом, в результате удлинения структур и расщепления мышц у *Trypanoides* происходит интенсификация функций эякуляторного комплекса. В связи с удлинением отростков чехла эдеагуса перемещается место прикрепления тергостернальных мышц *M5*³ с середины базального края чехла эдеагуса (*Neoitamus*) на дистальную часть отростков чехла эдеагуса (*Trypanoides*). У *Neoitamus* значительно более мощно развиты флексоры гипандрия *M38*.

Группа тергостернальных мышц представлена у обоих видов 3 парами — *M5*¹, *M5*² и *M5*³, однако они очень существенно различаются по степени развития. Так, *M5*¹ у *Neoitamus* развиты очень сильно и занимают большую часть объема эпандрия, в то время как у *Trypanoides* *M5*¹ представлены лишь несколькими рудиментарными волокнами. Мышцы *M5*² и *M5*³ у *Trypanoides* значительно удлинены по сравнению с *Neoitamus* в связи с удлинением дорсальных отростков базистилей и отростков чехла эдеагуса. Кроме того, место прикрепления *M5*³ на эпандрии смещается с латеральной части эпандрия у *Neoitamus* на дистальную часть у *Trypanoides*. В целом у *Trypanoides* связь гипандрия с эпандрием значительно ослаблена.

Расщеплению у *Trypanoides* подвергаются также мышцы проктигера, представленные здесь 3 парами — *M21*¹, *M21*², *M21*³, в то время как у *Neoitamus* так же, как у других *Asilidae*, имеется только пара *M21*, причем мышцы *M21*³ развиты очень мощно и занимают почти всю дистальную половину эпандрия. Таким образом, связь проктигера с эпандрием у *Trypanoides* существенно усилена.

Также становится более жесткой связь у *Trypanoides* между генитальными и прегенитальными сегментами. Это происходит благодаря расщеплению на 2 пары как мышц *M18*, связывающих гипандрий с VIII стернитом, так и мышц *M19*, идущих от эпандрия к VIII тергиту.

Флексоры гипандрия *M38* у *Neoitamus* более сильно развиты. Мышцы церок *M29*, мышцы *M20*, связывающие гипандрий с VIII тергитом, и мышцы гипандрия *M33* не различаются у *Neoitamus* и *Trypanoides*.

В результате сравнения выявляется, что мускулатура гениталий *Neoitamus* очень отличается от таковой *Trypanoides*. Нужно отметить, что у *Trypanoides* значительное увеличение числа мышц достигается только за счет расщепления мышц, найденных у *Neoitamus*. По-видимому, *Neoitamus* и *Trypanoides* нельзя относить к одному подсемейству *Asilinae*. Исследованные роды можно отнести к разным подсемействам, как это делает Папаверо (Papavero, 1973).

Мускулатура гениталий самцов *Apioceridae* сходна с таковой наиболее примитивных подсемейств *Asilidae* — *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*. Несмотря на большую расчлененность чехла эдеагуса на отдельные

склериты *Apioceridae*, с эдеагальным комплексом связаны те же мышцы, что и у *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae* — ретракторы чехла эдеагуса *M1*, протракторы чехла эдеагуса *M2*, ретракторы аподемы эякулятора *M30*, протракторы аподемы эякулятора *M31* и *M32*, а также тергостернальные мышцы *M5*³. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* прикрепляются не к гипандрию, как у *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*, а к дорсальным отросткам базистилей. У *Apioceridae* очень слабо развиты протракторы аподемы эякулятора *M32*.

Мышцы дистистилей *M27* и *M28*, тергостернальные мышцы *M5*², мощные аддукторы латеральных отростков базистилей *M38*, слаборазвитые мышцы проктигера *M21*, мышцы церок *M29*, прегенитальные мышцы *M18*, *M19* и *M20* по местам прикреплений сходны с *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*. Тергостернальные мышцы *M5*¹ более сильно развиты по сравнению с *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae* и прикрепляются в отличие от них к средней области дорсального моста рядом с местом прикрепления мышц *M5*³.

Единственное наиболее существенное отличие мускулатуры гениталий *Apioceridae* от *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae* сводится к наличию 2 пар флексоров гипандрия — *M33*¹ и *M33*². У *Apioceridae* имеются сложные медиальные выросты гипандрия, не отмеченные у изученных представителей *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*. С этими выростами связаны флексоры гипандрия *M33*². Вероятно, они возникли путем расщепления мышц *M33*.

Таким образом, мускулатура гениталий *Apioceridae* очень сходна с таковой наиболее примитивных подсемейств *Asilidae* — *Leptogastrinae* и *Dasypogoninae*. Это указывает на родство *Apioceridae* и *Asilidae* и подтверждает необходимость включения *Apioceridae* в надсемейство *Asiloidea*. При этом расщепление флексоров гипандрия *M33* на 2 пары, расчлененность чехла эдеагуса на отдельные склериты, необычность места прикрепления тергостернальных мышц *M5*¹ (середина дорсального моста), очень слабое развитие эякуляторных склеритов и их мышц *M32* указывают на достаточную специализированность этого семейства. Его нельзя рассматривать просто как предковое семейство для *Asilidae*. Видимо, *Apioceridae* — специализированное семейство, результат ответвления от общего с *Asilidae* предка и затем самостоятельного развития. Оно представляет собой боковую ветвь от общего с *Asilidae* предкового ствола.

Мускулатура гениталий самцов *Asilidae* и *Therevidae* имеет много общих черт. В первую очередь это касается мышц эдеагального комплекса, причем нужно отметить, что сам скелет эдеагального комплекса у *Therevidae* претерпевает значительные морфологические изменения, становится менее расчлененным на отдельные склериты и этим в какой-то степени напоминает эдеагальный комплекс *Neoitamus*, однако в отличие от него у *Therevidae* сохраняются почти все мышцы, имеющиеся у *Laphriinae* и *Dasypogoninae*. Наиболее близка мускулатура эдеагального комплекса *Therevidae* к таковой *Dasypogoninae*. Их сближает наличие ретракторов чехла эдеагуса *M1*, протракторов чехла эдеагуса *M2*, протракторов аподемы эякулятора *M31* и *M32*, а также характерных тергостернальных мышц *M5*³, связывающих чехол эдеагуса с эпандрием.

В связи с нерасчлененностью эдеагального комплекса *Therevidae* протракторы аподемы эякулятора *M32* прикрепляются к дорсальной пластинке чехла эдеагуса, а не к эякуляторным склеритам, как у *Dasypogoninae* и *Laphriinae*.

Мышцы-антагонисты дистистилей *M27* и *M28*, тергостернальные мышцы *M5¹* и *M5²*, ретракторы проктигера *M21* и ретракторы церок *M29* у *Therevidae*, *Dasypogoninae* и *Laphriinae* достаточно сходны.

Мускулатура эдеагального комплекса *Therevidae* отличается от таковой *Dasypogoninae* и, тем более, *Laphriinae* отсутствием ретракторов аподемы эякулятора *M30*, связывающих у *Dasypogoninae* базальную часть аподемы эякулятора с дорсальными отростками базистилей. При этом аподема эякулятора *Therevidae* становится менее подвижной.

В отличие от *Dasypogoninae* и *Laphriinae* у *Therevidae* отсутствуют флексоры гипандрия *M33* и *M38*, несмотря на то, что латеральные отростки базистилей у них имеются. У *Therevidae*, однако, подвергается редукции IX стернит, уменьшенный до небольшого узкого склерита, и, вполне возможно, с этим связана и редукция флексоров гипандрия *M33*.

Прегенитальные мышцы *Therevidae* отличаются от *Laphriinae* и *Dasypogoninae* расщепленностью ретракторов эпандрия *M19* и гипандрия *M18* на 2 пары, а также отсутствием мышц *M20*, идущих от гипандрия к VIII тергиту.

В общем, мускулатура гениталий *Therevidae* достаточно близка к таковой *Dasypogoninae*, а также, несколько в меньшей степени, *Laphriinae*. Из этого можно сделать вывод о достаточной близости *Asilidae* и *Therevidae*. Эти семейства вполне могут быть объединены в одно надсемейство *Asiloidea*.

В гениталиях *Mydidae* мышцы *M5³* не обнаружены. Более того, у *Mydidae* тергостернальные мышцы *M5* не расщеплены даже на 2 пары — *M5¹* и *M5²*, имеющиеся у остальных изученных представителей надсемейств *Asiloidea* и *Bombyloidea*. Трудно утверждать, является ли нерасщепленность этих мышц первичным состоянием для *Mydidae*, или здесь имеет место редукция мышц *M5¹* и *M5²*, однако в любом случае очевидно, что *Mydidae* нельзя считать близкородственной группой как *Asilidae*, так и *Bombyliidae*.

Гениталии изученных представителей *Mydidae* — *Perissocerus* и *Eremomydas* — отличаются от *Asilidae*, *Apioceridae* и *Therevidae* также отсутствием дистистилей и пары мышц, обеспечивающих функционирование дистистилей — абдукторов дистистилей *M28*. Очевидно, здесь имеют место процессы редукции, так как у большинства *Brachycera* — *Orthorrhapha* дистистили и их мышцы хорошо развиты. Кроме того, у некоторых представителей *Mydidae* дистистили имеются.

Mydidae с *Asilidae* объединяет наличие мышц *M38*, отходящих от латеральных отростков базистилей к гипандрию. Наиболее вероятно, что мышцы *M38* образовались путем расщепления флексоров гипандрия *M33*. Отростки базистилей, снабженные мышцами, среди всех изученных семейств найдены только у *Asilidae*, *Apioceridae* и *Mydidae*, их нет даже у *Therevidae*, которые считаются достаточно близкими к *Asilidae*. Мускулатура эдеагального комплекса *Mydidae* отличается от таковой *Asilidae*.

Чехол эдеагуса двигается только за счет сокращений протракторов чехла эдеагуса M_2 , в то время как ретракторы M_1 , хорошо развитые у большинства *Asilidae*, отсутствуют. Отсутствуют у *Mydidae* также мышцы аподемы эякулятора M_{32} , имеющиеся у *Asilidae* (за исключением подсемейств *Asilinae* и *Apocleinae*). При этом от подсемейств *Asilinae* и *Apocleinae* мускулатура эдеагального комплекса *Mydidae* отличается наличием протракторов чехла эдеагуса M_2 и отсутствием ретракторов чехла эдеагуса M_5^3 . Расщепление мышц аподемы эякулятора M_{30} на 2 пары отмечено у *Asilidae* в подсемействах *Laphriinae* и *Apocleinae*.

Вполне вероятно, что отсутствие у *Mydidae* мышц эдеагального комплекса M_1 , M_{32} и M_5^3 и тергостернальных мышц M_5^1 связано с процессами редукции, но утверждать с достоверностью этого нельзя.

Таким образом, вопрос о принадлежности *Mydidae* к надсемейству *Asiloidea* и положение этого семейства в системе *Brachycera—Orthorrhapha* остаются невыясненными.

ГЛАВА 5

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ДВУКРЫЛЫХ

Для сопоставления мускулатуры гениталий самцов *Brachycera*—*Orthorrhapha* с внешней группой была изучена мускулатура гениталий 7 видов из филогенетически значительно удаленных групп двукрылых. Из них 3 вида относятся к так называемым *Nematocera* (*Tipulidae*, *Trichoceridae*, *Bibionidae*) и 4 — к *Brachycera*—*Cyclorrhapha* (*Syrphidae*, *Dryomyzidae*, *Chloropidae*, *Muscidae*). Ранее в этих семействах мускулатура гениталий была описана у 1 вида *Trichoceridae* — *Trichocera annulata* Meigen (Neumann, 1958), 1 вида *Tipulidae* — *Tipula paludosa* Meigen (Neumann, 1958) и 1 вида *Syrphidae* — *Sphaerophoria indiana* Big (Zukar-Rab, 1979). При описании генитальных структур наименования частей у *Tipulidae* даны по Остерброку (Oosterbroek, 1980) и Тангельдер (Tangelder, 1985), у *Brachycera*—*Cyclorrhapha* по Гриффитсу (Griffits, 1972).

5.1. СЕМЕЙСТВО TIPULIDAE

Tipula czizeki de Jong (рис. 198—201)

М а т е р и а л: пос. Синявино, Ленинградская обл.

Сверху генитальную камеру самца *Tipula czizeki* de Jong закрывает эпандрий, спаянный с соответствующим стернитом в цельное генитальное кольцо. На нижней поверхности эпандрия находится проктигер. Задняя верхняя часть гипандрия с обеих сторон соединена с базистиями. К базистиям причленены парные наружные и внутренние дистистили. Внутренние дистистили, в свою очередь, слагаются из 3 отделов. Эдеагальный комплекс состоит из 2 отделов. Передний отдел — семенная помпа — расположен в верхней части генитальной камеры под проктигером. Семенная помпа имеет выросты — парные латеральные и парные дистальные, а также подвижную аподему, соединяющуюся с помощью мембраны с отверстием в семенной помпе. Между латеральными выростами отходит вводящий орган, представляющий собой длинную тонкую склеротизованную трубку. Админикулюм — задний отдел эдеагального комплекса — расположен у задней стенки гипандрия. Админикулюм представляет собой склеротизованное образование с двумя боковыми лопастями. Внутри

основной части находится желоб, в котором помещается вершинная часть вводящего органа.

Эдеагальный комплекс функционирует за счет сокращений 5 пар мышц. Положение семенной помпы в генитальной камере регулируется 3 парами мышц — *M1*, *M2*, *M8*. Ретракторы семенной помпы *M1* прикрепляются к базальной части гипандрия и к дистальным выростам семенной помпы. Сокращаясь, эти мышцы поворачивают семенную помпу таким образом, что дистальная часть вводящего органа втягивается внутрь админикулума. Антагонисты мышц *M1* — протракторы семенной помпы *M2* — связывают дистальные выросты семенной помпы с латеральной областью гипандрия. При их сокращении семенная помпа разворачивается так, что дистальная часть вводящего органа выдвигается из админикулума наружу. Синергистами мышц *M2* служит еще пара мышц — *M8*. Эти мышцы идут от базальной части латеральных выростов семенной помпы, обходя последнюю по латеральному краю. Затем они проходят между дистальными выростами семенной помпы, направляясь вниз, и прикрепляются к боковым лопастям админикулума. Мышцы *M9* и *M10* — протракторы аподемы семенной помпы — связывают аподему с дистальными и латеральными выростами соответственно. При их сокращении аподема работает как втулка, нагнетая сперму.

Абдукторы внутренних дистистилей *M11* тянутся от их основания к базальному краю гипандрия. При сокращении эти мышцы отводят внутренние дистистили и несколько разворачивают их медиально. Аддукторы внутренних дистистилей *M12* прикрепляются к их основанию и стенке гипандрия, вызывая приведение внутренних дистистилей и их латеральный поворот. Аддукторы наружных дистистилей *M13* идут от их основания к базальному краю гипандрия. При их сокращении наружные дистистили приводятся и несколько поворачиваются латерально. Флексоры гипандрия *M14* связывают середину базального края гипандрия с серединой дистальной части гипандрия. При сокращении они сжимают гипандрий. Флексоры гипандрия *M15* связывают склериты мембраны, закрывающей сзади генитальную камеру, с килем гипандрия. Сокращаясь, сжимают гипандрий с боков.

Флексоры эпандрия *M16* идут от выступов эпандрия к его базальному краю. При сокращении мышц *M16* эпандрий несколько сгибается. Мышцы *M21* выполняют функцию абдукторов проктигера. Мышцы идут от базального края эпандрия к основанию проктигера и при сокращении обеспечивают его отведение. Мышцы *M22* функционируют как ретракторы ануса и соединяют базальную часть проктигера с его же дистальной частью. Сокращаясь, эти мышцы сжимают проктигер, втягивая анус.

К группе интерсегментных мышц могут быть отнесены 4 пары мышц. Леваторы IX сегмента *M17* тянутся от латеральной части базального края гипандрия к латеральной области VIII стернита. Сокращаясь, они отводят IX сегмент вверх. Депрессоры IX сегмента *M18* соединяют срединную область базального края гипандрия с центральной частью базального края VIII стернита. При сокращении этих мышц IX сегмент в целом отводится вниз. Леваторы IX сегмента *M19* прикрепляются к базальному краю эпандрия и к VIII тергиту. Являются синергистами *M17*

и при сокращении отводят IX сегмент вверх. Мышцы M20 также функционируют как леваторы IX сегмента, связывая базальный край гипандрия с VIII тергитом. Таким образом, мышцы M20 являются синергистами M17 и M19.

5.2. СЕМЕЙСТВО TRICHOCERIDAE

Trichocera hiemalis Linnaeus (рис. 202—206)

М а т е р и а л: пос. Синявино, Ленинградская обл.

Эпандрий и гипандрий Trichoceridae слиты в единое генитальное кольцо. Эпандрий несет проктигер и церки. Вентральная часть образована гипандрием и базистилиями. К базистилиям причленена пара дистистилей. В эдеагальный комплекс входит чехол эдеагуса, состоящий из дорсальной и вентральной пластинок, небольшая аподема эякулятора и эдеагус. Чехол эдеагуса сочленен с дорсальными отростками базистилей.

С эдеагальным комплексом у *Trichocera hiemalis* связаны 5 пар мышц — M1, M2, M30, M31, M32. Ретракторы чехла эдеагуса M1 прикрепляются к вентральной пластинке чехла эдеагуса и дорсальным отросткам базистилей. Эти мышцы втягивают чехол эдеагуса. Мощные протракторы чехла эдеагуса M2 идут от вентральной пластинки чехла эдеагуса к дистальному краю гипандрия и базистилей. Мышцы M2 выдвигают чехол эдеагуса. Длинные протракторы аподемы эякулятора M30 тянутся от дистальной части аподемы эякулятора к латеральному краю чехла эдеагуса рядом с местом его сочленения с дорсальными отростками базистилей. Эти мышцы при сокращении выдвигают аподему эякулятора. Небольшие ретракторы аподемы эякулятора M31 связывают дистальную половину аподемы эякулятора с дистальной частью вентральной пластинки чехла эдеагуса. Сокращаясь, эти мышцы втягивают аподему эякулятора. Мышцы M32 связывают аподему эякулятора с чехлом эдеагуса. Эти мышцы выдвигают аподему эякулятора.

Слабые флексоры гипандрия M33 связывают гипандрий с базистилиями. Эти мышцы сжимают гипандрий. Найдены 2 пары тергостернальных мышц — M5¹ и M5². Длинные пучки мышц M5¹ прикрепляются к месту сочленения чехла эдеагуса с базистилиями и к эпандрию. Мощные мышцы M5² связывают дорсальные отростки базистилей с эпандрием. Мышцы M5¹ и M5² при сокращении сжимают генитальный сегмент.

К дистистилиям прикрепляются 2 пары мышц-антагонистов — аддукторы дистистилей M27 и абдукторы M28. Приводящие мышцы M27 прикрепляются к средней части базального края дистистилей и к базистилиям. Отводящие мышцы M28 идут от латеральных частей базального края дистистилей к латеральным областям базистилей. Мышцы эпандрия и прегенитальные мышцы у Trichoceridae нами не изучались.

5.3. СЕМЕЙСТВО BIBIONIDAE

Bibio hortulanus Linnaeus (рис. 207—215)

М а т е р и а л: пос. Горнотаежное, Южное Приморье.

Гипандрий и эпандрий у Bibionidae слиты в единое целое кольцо. Эпандрий несет проктигер и церки, к базистилиям подвижно причленены

дистистили, дорсальные края базистилей вытянуты в дорсальные отростки базистилей. С ними сочленен чехол эдеагуса. В эдеагальный комплекс входит хорошо развитая аподема эякулятора.

Мускулатура эдеагального комплекса представлена мышцами чехла эдеагуса и аподемы эякулятора. Протракторы чехла эдеагуса *M2*, выдвигающие чехол эдеагуса, идут от вентральной части чехла эдеагуса к дистальной части гипандрия. Флексоры чехла эдеагуса *M39* соединяют латеральную часть дорсальной пластинки чехла эдеагуса с базальной частью вентральных отростков чехла эдеагуса. Они прижимают отростки чехла эдеагуса к дорсальной пластинке. Ретракторы аподемы эякулятора *M30*, втягивающие аподему эякулятора, связывают базальную часть аподемы эякулятора и дистальную часть дорсальных отростков базистилей. Антагонисты этих мышц (протракторы аподемы эякулятора *M31*, выдвигающие аподему эякулятора) прикрепляются к дистальной части аподемы эякулятора и к вентральной части чехла эдеагуса.

С дистистилиями связаны 2 пары мышц-антагонистов — *M27* и *M28*. Мощные аддукторы дистистилей *M27* прикрепляются к середине базального края дистистилей и к базальной части базистилей. Сокращаясь, они приводят дистистили. Более слабые абдукторы дистистилей *M28* идут от латеральной части базального края дистистилей к латеральной части базистилей. Эти мышцы отводят дистистили.

К группе тергостернальных мышц относятся 2 пары — *M5¹* и *M5²*. Более крупные мышцы *M5¹* связывают латеральный край базистилей у основания дорсальных отростков базистилей с внутренней поверхностью латеральной области эпандрия. Сокращаясь, они прижимают гипандрий к эпандрию. Мышцы *M5²* — синергисты *M5¹* — идут от дистальной части дорсальных отростков базистилей к латеро-базальной части эпандрия.

К группе эпандриальных мышц относятся 2 пары — *M21* и *M29*. Ретракторы проктигера *M21* связывают латеральную часть базального края проктигера с серединой эпандрия. Эти мышцы втягивают проктигер. Очень слабые ретракторы церок *M29* прикрепляются к базальному краю церок и к середине проктигера. При сокращении они втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 4 пары мышц — *M18¹*, *M18²*, *M19* и *M20*. Ретракторы гипандрия *M18¹* идут от базального края гипандрия к латеро-базальной части VIII стернита. Они втягивают гипандрий. Синергисты *M18¹* — мышцы *M18²* — тянутся от латеральной части базального края гипандрия к середине VIII стернита. Ретракторы эпандрия *M19* прикрепляются к середине базального края эпандрия и к латеро-базальной части VIII тергита. Сокращаясь, они втягивают эпандрий. Небольшие ретракторы гипандрия *M20* связывают латеральную часть базального края гипандрия с серединой VIII тергита. При сокращении эти мышцы втягивают и разворачивают гипандрий.

5.4. СРАВНЕНИЕ МУСКУЛАТУРЫ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ТАК НАЗЫВАЕМЫХ NEMATOCERA И BRACHYCERA—ORTHORRHINA

При сравнении мускулатуры гениталий так называемых *Nematocera* с мускулатурой гениталий наиболее примитивных семейств *Brachycera*—

Orthorrhapha — *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* выявляется, что мускулатура гениталий самцов *Trichoceridae* ближе к таковым *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*, чем к *Bibionidae*. В гениталиях *Trichoceridae* найден тот же набор мышц, что и у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* — *M1*, *M2*, *M30*, *M31*, *M32*, *M33*, *M5*¹, *M5*², *M27* и *M28*. Очень сходны у *Trichoceridae*, *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* протракторы чехла эдеагуса *M2*, флексоры гипандрия *M33*, тергостернальные мышцы *M5*², мышцы дистистилей *M27* и *M28*. Ретракторы чехла эдеагуса *M1* у *Trichoceridae* связаны с дорсальной пластинкой, а не с вентральной, как у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*. Место прикрепления мышц *M1* у всех этих семейств расположено недалеко от сочленения чехла эдеагуса с базистилиями. Функционируют мышцы *M1* у *Trichoceridae*, *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* одинаково. То же самое относится и к протракторам аподемы эякулятора *M32*. У *Trichoceridae* отсутствуют эякуляторные склериты, к которым прикрепляются эти мышцы у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*. У *Trichoceridae* мышцы *M32* связаны с чехлом эдеагуса, выполняя те же функции, что и у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*.

У *Trichoceridae* тергостернальные мышцы *M5*¹ прикрепляются к месту сочленения чехла эдеагуса с базистилиями. У *Coenomyiidae* и, особенно, у *Rhagionidae* место их прикрепления смещено более на базистили. При этом функционируют эти мышцы одинаково. Мышцы *M30* отличаются по местам прикреплений у *Trichoceridae*, с одной стороны, и *Coenomyiidae* и *Rhagionidae*, с другой. У *Trichoceridae* они связывают дистальную часть аподемы эякулятора с чехлом эдеагуса рядом с местом его сочленения с дорсальными отростками базистилей, у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* — базальную часть аподемы эякулятора с дистальной частью дорсальных отростков базистилей. В результате функции мышц *M30* у *Trichoceridae* и мышц *M30* у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* прямо противоположны. У *Trichoceridae* мышцы *M30* — протракторы аподемы эякулятора (выдвигают аподему эякулятора), у *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* — ретракторы (втягивают аподему эякулятора). Смена функций наблюдается и у мышц аподемы эякулятора *M31*. У *Trichoceridae* эти мышцы значительно слабее развиты и выполняют функцию ретракторов, в то время как у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* мышцы *M31* — протракторы.

Приведенные выше различия не очень велики. В целом характер мускулатуры гениталий *Trichoceridae*, *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* сходен. В гениталиях представителей этих семейств найдены одинаковые мышцы.

Мускулатура гениталий самцов *Bibionidae* имеет меньше общих черт с таковой *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*, чем *Trichoceridae*. Что касается эдеагального комплекса, то у *Bibionidae*, *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* сходны протракторы чехла эдеагуса *M2*, ретракторы аподемы эякулятора *M30* и протракторы аподемы эякулятора *M31*. В эдеагальном комплексе *Bibionidae* не найдены ретракторы чехла эдеагуса *M1*, связывающие у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* вентральную пластинку чехла эдеагуса с дорсальными отростками базистилей, а также мышцы *M32*, соединяющие у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* эякуляторные склериты с дистальной частью аподемы эякулятора. Нужно отметить, что у *Bibionidae* нет и эякуляторных склеритов. В эдеагальном комплексе *Bibionidae* найдены

флексоры чехла эдеагуса M39, не отмеченные у Rhagionidae и Coenomyiidae.

В гениталиях Bibionidae не отмечены флексоры гипандрия M33, имеющиеся у Rhagio (Rhagionidae) и Coenomyiidae. Приводящие и отводящие мышцы дистистилей M27 и M28, 2 пары тергостернальных мышц M5¹ и M5², связывающие эпандрий с гипандрием, мышцы проктигера M21, церок M29 и мышцы M19, соединяющие эпандрий с VIII тергитом, Bibionidae, Rhagionidae и Coenomyiidae совершенно одинаковы.

У Bibionidae по сравнению с Rhagionidae и Coenomyiidae найдено большее число прегенитальных мышц, связанных с гипандрием. У них имеются 2 пары мышц M18 — M18¹ и M18², идущих от гипандрия к VIII стерниту, в отличие от Rhagionidae и Coenomyiidae, у которых присутствует пара мышц M18. Кроме того, у Bibionidae отмечены мышцы M20, тянущиеся от гипандрия к VIII тергиту, не найденные у Rhagionidae и Coenomyiidae.

Скелет и мускулатура гениталий самцов Tipulidae (*Tipula czizekide Jong*) резко отличаются от таковых как Trichoceridae и Bibionidae, так и всех Brachycera—Orthorrhapha. Эдеагальный комплекс Tipulidae так же, как у Trichoceridae, Rhagionidae и Coenomyiidae, функционирует за счет сокращений 5 пар мышц. Положение семенной помпы в генитальной камере регулируется 3 парами мышц — M1, M2, M8. При этом трудно утверждать гомологичность ретракторов и протракторов семенной помпы M1 и M2 Tipulidae мышцам M1 и M2 Trichoceridae, Rhagionidae и Coenomyiidae. Дополнительные протракторы семенной помпы M8 идут от латеральных выростов семенной помпы к боковым лопалям админикюлюма. Таких мышц нет у Trichoceridae, Bibionidae и Brachycera—Orthorrhapha. Протракторы аподемы семенной помпы M9 и M10 связывают ее с дистальными и латеральными выростами семенной помпы соответственно. При их сокращении аподема работает как втулка, нагнетая сперму. Функции этих мышц соответствуют функциям мышц M30 и M31 Bibionidae и Trichoceridae, но строение скелета эдеагального комплекса у них настолько различно, что в этом случае трудно утверждать гомологию этих мышц.

У Tipulidae в отличие от Trichoceridae, Bibionidae и Brachycera—Orthorrhapha с дистистилиями связаны 3 пары мышц. Две пары мышц-антагонистов — M11 и M12 — регулируют положение внутренних дистистилей, пара мышц M13 идет от наружных дистистилей. У Tipulidae найдены 2 пары флексоров гипандрия — M14 и M15. Вполне возможно, что они соответствуют флексорам гипандрия M33 Brachycera—Orthorrhapha. Флексорам эпандрия M16 Tipulidae нет аналогов у Brachycera—Orthorrhapha. В отличие от Bibionidae у Tipulidae найдены 2 пары мышц проктигера — M21 и M22. Прегенитальные мышцы Tipulidae соответствуют таковым Bibionidae. Две пары мышц связывают гипандрий с VIII стернитом, пара соединяет эпандрий с VIII тергитом и еще пара идет от гипандрия к VIII тергиту.

В общем скелет и мускулатура гениталий самцов Tipulidae крайне своеобразны и очень отличаются от Trichoceridae, Bibionidae и Brachycera—Orthorrhapha, особенно это касается мышц эдеагального комплекса и дистистилей.

5.5. СЕМЕЙСТВО SYRPHIDAE

Eristalis nemorum Linnaeus (рис. 216—218)

Материал: учлесхоз «Лес на Ворскле», Белгородская обл.

В состав гениталий входят периандрий, несущий теломеры и церки, и гипандрий — трубчатое образование, окружающее эдеагус и связанные с ним структуры. Теломеры соединяются с базальной частью дорсальной стенки гипандрия. Через гипандрий проходит проток эякулятора. Эдеагус сочленен с аподемой эдеагуса и латерально с верхними лопастями гипандрия. Капсула эдеагуса имеет вид лодочки и связана с парой листовидных придатков.

К эдеагальному комплексу относятся 3 пары мышц — *M1*, *M2*, *M23*. Ретрактор эдеагуса *M1* прикрепляется к продольным бороздкам базальной части аподемы эдеагуса и к стенке базальной части гипандрия. При сокращении мышц *M1* происходит втягивание аподемы, а вместе с ней и эдеагуса. Протракторы эдеагуса *M2* одним концом прикрепляются к бороздкам в дистальной части аподемы эдеагуса, а другим — к боковой стенке гипандрия. При сокращении этих мышц происходит выдвижение аподемы с эдеагусом. Нагнетание спермы осуществляется с помощью пары мышц *M23*, связанной с аподемой эякулятора и работающей как компрессоры.

Аддукторы теломеров *M3* идут от средней части периандрия к теломерам, где прикрепляются к небольшим утолщениям кутикулы. При сокращении мышц *M3* осуществляется приведение теломеров. Синергистами мышц *M3* служат аддукторы теломеров *M4*, прикрепляющиеся к базальной части периандрия и к теломерам.

В группу тергостернальных мышц входит только 1 пара — *M5*. Эти мышцы служат абдукторами гипандрия и связывают базальную часть гипандрия с базальным краем периандрия. При сокращении мышц *M5* гипандрий отгибается, отходя от теломеров.

Парные мышцы *M7* тянутся от аподемы теломеров к церкам. При их сокращении церки втягиваются. Группа интерсегментных мышц включает один мускул *M6*. Он функционирует как синергист мышц *M5*, являясь абдуктором гипандрия, и связывает середину базального края гипандрия с центральной областью VIII стернита.

5.6. СЕМЕЙСТВО DRYOMYZIDAE

Neuroctena anilis Fallén (рис. 219—221)

Материал: пос. Синявино, Ленинградская обл.

Постабдомен асимметричен. VII стернит развит асимметрично, слит дорсально с большим VIII стернитом. VIII тергит отсутствует. Периандрий несет 2 пары теломеров, проктигер и церки. Эдеагус продолговатый. Аподема эдеагуса палочковидная. Имеется аподема эякулятора.

С эдеагальным комплексом связаны 3 пары мышц — *M1*, *M2*, *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1*, втягивающие эдеагус, связывают базальную часть аподемы эдеагуса с базальным краем гипандрия. Протракторы

эдеагуса *M2*, выдвигающие эдеагус, прикрепляются к дистальной части аподемы эдеагуса и к гипандрию. Компрессор семенной ампулы *M23* связан с аподемой эякулятора и нагнетает сперму.

Найдены 2 пары тергостернальных мышц. Мышцы *M5*¹ связывают базальный край периандрия с базальным краем гипандрия. Мышцы *M5*¹ прижимают гипандрий к периандрию. Синергисты этих мышц — мышцы *M5*² — идут от отростков гипандрия к базальному краю периандрия. К группе мышц периандрия относятся 4 пары мышц. Ретракторы проктигера *M21*, втягивающие проктигер, связывают проктигер со средней областью периандрия. Абдукторы медиальных теломеров *M3*, отводящие теломеры, прикрепляются к медиальным теломерам и к средней части периандрия. Аддукторы латеральных теломеров *M4*, приводящие теломеры, идут от латеральных теломеров к латеробазальной части периандрия. Ретракторы церок *M29* тянутся от церок к проктигеру. При сокращении эти мышцы втягивают церки.

В группу интерсегментных мышц входят 3 пары. Ретракторы гипандрия *M20*¹ тянутся от базального края гипандрия к базальному краю синстернита. Мышцы асимметричные, смещены на левую сторону, сближены, практически выглядят как один непарный мускул. Очень небольшие ретракторы гипандрия *M20*² связывают латеральную часть базального края гипандрия с латеральной частью базального края синстернита. Эти мышцы парные и симметричные. Ретракторы периандрия *M19*, втягивающие периандрий, идут от средней части базального края периандрия к средней области синстернита.

5.7. СЕМЕЙСТВО CHLOROPIDAE

Lipara lucens Meigen (рис. 222—225)

Материал: Трускавец, Львовская обл., выведен из галлов на *Phragmites australis*, Э. П. Нарчук.

Постабдомен симметричен. VII и VIII тергиты отсутствуют. VII и VIII стерниты образуют так называемый синстернит. Периандрий несет теломеры. Церки небольшие, слиты вместе. Эдеагус и аподема эдеагуса короткие. Аподема эякулятора небольшая.

С эдеагальным комплексом связаны 3 пары мышц — *M1*, *M2*, *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1*, втягивающие эдеагус, прикрепляются к аподеме эдеагуса и к базальной области гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2*, выдвигающие эдеагус, связывают аподему эдеагуса с отростками гипандрия. Компрессор семенной ампулы *M23* связан с аподемой эякулятора и, сокращаясь, сжимает семенную ампулу. При этом происходит нагнетание спермы.

У этого вида найдены 2 пары тергостернальных мышц. Мышцы *M5*¹ идут от базального края гипандрия к базальному краю периандрия. Сокращаясь, эти мышцы прижимают гипандрий к периандрию. Синергисты этих мышц — мышцы *M5*² — связывают отростки гипандрия с базальной областью периандрия.

К группе мышц периандрия относятся 4 пары. Ретракторы проктигера *M21*, втягивающие проктигер, прикрепляются к проктигеру и к базальной

области периандрия. Ретракторы церок М29, втягивающие церки, идут от церок к проктигеру. Внутри проктигера проходят мышцы М22, сжимающие проктигер. Аддукторы теломеров М4, приводящие теломеры, прикрепляются к теломерам и к латеральной области периандрия.

В группу интерсегментных мышц входят 2 пары. Ретракторы гипандрия М20, втягивающие гипандрий, связывают базальный край гипандрия с латеральной областью синстернита. Ретракторы периандрия М19, втягивающие периандрий, прикрепляются к медиальной части базального края периандрия и к базальной области синстернита.

5.8. СЕМЕЙСТВО MUSCIDAE

Musca domestica Linnaeus (рис. 226—227)

М а т е р и а л: Белгородская обл., учлесхоз «Лес на Ворскле».

Дорсальная и боковые стороны гениталий образованы периандрием. На вентральной стороне расположен гипандрий. От заднего края периандрия отходит широкая мембрана, заключающая в себе анальное отверстие. Церки большие, закрывают полость гениталий сзади. Периандрий несет большие теломеры. Гипандрий подвижно сочленен с теломерами и периандрием. Аподема эдеагуса палочковидная. Имеется аподема эякулятора.

Положение эдеагуса фиксируется при помощи мышц-антагонистов М1 и М2. Ретрактор эдеагуса М1 прикрепляется к аподеме эдеагуса и к средней части гипандрия. При сокращении М1 происходит втягивание эдеагуса. Протракторы эдеагуса М2 прикрепляются к аподеме эдеагуса и к отросткам гипандрия. При сокращении М2 происходит выдвижение эдеагуса. Мускул М23 — компрессор семенной ампулы — прикрепляется к аподеме эякулятора. Сокращаясь, он сжимает семенную ампулу. Действие этого мускула связано с нагнетанием спермы.

К тергостермальным мышцам можно отнести 1 пару — М5. Эти мышцы прикрепляются к латеральным областям гипандрия и к периандрию. При их сокращении гипандрий прижимается к периандрию.

В группу мышц периандрия входят 4 пары. Аддукторы теломеров М4 тянутся от базального края теломеров к периандрию. При их сокращении осуществляется приведение теломеров. Мускул М24 проходит между церками и частично между теломерами. При его сокращении осуществляется зажатие церок и отведение теломеров. Мышцы М25 идут от периандрия к интегументу ануса. Мышцы служат ретракторами интегумента ануса и при сокращении втягивают его. Ретракторы церок М26 связывают латеральные края церок с периандрием. Сокращаясь, М26 притягивают церки к периандрию.

ГЛАВА 6

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЫШЦ ГЕНИТАЛЬНОГО АППАРАТА САМЦОВ НЕКОТОРЫХ ДВУКРЫЛЫХ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИХ КОМПЛЕКСОВ

6.1. МЫШЦЫ ПРЕАБДОМЕНА И ИХ ВОЗМОЖНАЯ СВЯЗЬ С МУСКУЛАТУРОЙ ГЕНИТАЛЬНОГО СЕГМЕНТА

Скелет генитального сегмента самцов двукрылых очень сильно усложнен по сравнению с обычным сегментом брюшка, что связано с копулятивной функцией, которую он выполняет.

Усложнение скелета генитального сегмента относительно прегенитальных сегментов брюшка ведет к усложнению, дифференциации и специализации мускулатуры гениталий по сравнению с мускулатурой прегенитальных сегментов.

Мускулатура прегенитальных сегментов была изучена у *Bibio hortulanus* L. (VI сегмент брюшка), *Rhagio montanus* Beck. (V сегмент брюшка) и у *Ptecticus tenebriifer* Walker (VII сегмент брюшка). Прегенитальная мускулатура включает интерсегментные (стернальные, тергальные, стерно-тергальные) и внутрисегментные (тергостернальные) мышцы. Наблюдается преобладание сильно развитых интерсегментных мышц, идущих к предыдущему и к последующему сегментам по сравнению с внутрисегментными тергостернальными мышцами. У *Bibio hortulanus* насчитывается 6 пар интерсегментных мышц. Мышцы M41 связывают латеральную часть базального края VI тергита с серединой базального края VII тергита. Мышцы M42 идут от латеральной части базального края VI тергита к латеральной части базального края VII тергита. Мышцы M43 тянутся от латеральной части базального края VI тергита к V тергиту. Мышцы M44 связывают базальный край VI стернита с VII стернитом. Мышцы M45 и M46 прикрепляются к латеральной части базального края VI стернита и к V стерниту. Тергостернальные мышцы M47 соединяют VI стернит с VI тергитом.

У *Rhagio montanus* также найдены 6 пар интерсегментных мышц: мышцы M43 и M48 связывают V тергит с VI тергитом, мышцы M49 и M50 идут от V тергита к IV тергиту, мышцы M46 соединяют V стернит с VI, мышцы M51 идут от V стернита к IV. Тергостернальные мышцы в этом сегменте не обнаружены.

У *Ptecticus tenebrifer* обнаружены 8 пар интерсегментных мышц, связанных с VII сегментом брюшка. VII тергит соединен 2 парами мышц — M54 и M55 — с VIII тергитом и 3 — M41, M42, M56 — с VI тергитом. VII стернит связан парой мышц M57 с VIII стернитом, парой мышц M58 с VIII тергитом и мышцами M44 с VI стернитом. У *Bibio* и *Rhagio* мышц, связывающих стернит с тергитом другого сегмента, не найдено. Одна пара тергостернальных мышц M59 идет от VII стернита к VII тергиту.

Таким образом, найдено только по паре внутрисегментных тергостернальных мышц у *Bibio hortulanus* и *Ptecticus tenebrifer*. У *Rhagio montanus* мышцы этой группы не обнаружены. Кроме того, внутрисегментные тергостернальные мышцы у этих видов развиты значительно слабее, чем интерсегментные.

В генитальных сегментах мышцы очень дифференцированы и специализированы по сравнению с достаточно простой мускулатурой прегенитальных сегментов. Со сложностью строения мускулатуры гениталий связана ценность этого комплекса признаков для уточнения системы и филогении.

Можно предположить, что часть мышц генитального комплекса представляет собой производное от мускулатуры, свойственной прегенитальным сегментам брюшка. Проследить происхождение каждой мышцы генитального комплекса пока не представляется возможным, однако о гомологии ряда мышц можно высказать некоторые соображения. Принято считать, что гениталии двукрылых производные IX—XI сегментов (Hennig, 1973; McAlpine, 1981). Эпандрий и гипандрий большинства семейств из группы Brachycera—Orthorrhapha соответствуют тергиту и стерниту IX сегмента брюшка. У Tabanoidea эпандрий представляет собой результат слияния IX и X тергитов (Stuckenberg, 1973). У Rhagionidae и близких семейств IX и X тергиты могут быть представлены отдельными склеритами. Тергостернальные мышцы M5, связывающие эпандрий и гипандрий, несомненно, соответствуют тергостернальным мышцам обычного сегмента брюшка. К обсуждению их производных мы вернемся позднее. Проктигер и церки считаются дориватами XI сегмента. Мышцы проктигера и церок, M21 и M29 соответственно, можно считать гомологами одной из пар тергальных интерсегментных мышц обычного сегмента. Таких мышц у обычных сегментов брюшка бывает от 1 до 3 пар.

Несомненно, гомологами тергальных и стернальных интерсегментных мышц обычного сегмента являются мышцы M19, связывающие эпандрий с тергитом предыдущего сегмента, и мышцы M18, связывающие гипандрий со стернитом предыдущего сегмента. Что касается мышц M20, связывающих гипандрий с тергитом, то, возможно, они происходят из тергостернальных мышц одного из сегментов, предшествующих IX, при редукции его стернита. От обсуждений каких-либо гомологий мышц гипандрия, базистилей, дистистилей, эдеагального комплекса мы пока воздерживаемся.

Обратимся к анализу табл. 5, в которой мышцы сгруппированы по функциональным комплексам. В нее включены сведения о мускулатуре

Мышцы генитального аппарата самцов некоторых двукрылых

Семейства и число изученных видов	Общее число пар мышц	Группы мышц									
		гипандрия				тергостерналь- ные	эпандрия		прегенитальные		
		эдеагуса	базистилей	дистистилей	проктигера		церок	эпандрия	гипандрия		
Coenomyiidae 1 вид	14	M1, M2 M30, M31 M32	M33	M27, M28	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19	M18		
Rhagionidae 3 вида	13 14	M1, M2 M30, M31 M32	(M33)	M27, M28	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19	M18		
Tabanidae 5 видов	16	M2 M30 ¹ , M30 ² M31, M32 M34	M33 M35	M27, M28	M5	M21	M29	M19	M18 M20		
Solvidae 1 вид	12	M1, M2	M33	—	M5 ¹ , M5 ²	M21	M29	M19 ¹ M19 ²	M18 M20 ¹ , M20 ²		
Stratiomyidae 14 видов	9 10 11	M1, M2 (M1 ¹ , M1 ²)	—	M27, M28	M5	M21	M29	M19 (M19 ¹ , M19 ²)	(M18) M20		
Nemestrinidae 1 вид	14	M1, M2 M30, M31 M32	—	M27, M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29	M19 ¹ M19 ²	M18		
Bombyliidae 3 вида	15 16	M1, M2 M30, M31 M32	—	M27, M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29 ¹ M29 ² (M37)	M19 M36	M18		
Acroceridae 1 вид	12	M2 M30, M31 M32	—	M27	M5 ¹ M5 ²	M21	M29	M19 M36	M18		

Asilidae 7 видов	14 16 17 21	(M1) (M2) M30, M31 (M30 ¹ , M30 ²) (M31 ¹ , M31 ² M31 ³) (M32), M5 ³	M33 M38	M27, M28	M5 ¹ M5 ² [M5 ³]	M21 (M21 ¹ , M21 ² , M21 ³)	M29	M19 (M19 ¹ , M19 ²)	(M18) (M18 ¹ , M18 ²) M20
Apioceridae 1 вид	18	M1, M2 M30, M31 M32, M5 ³	M33 ¹ M33 ² M38	M27, M28	M5 ¹ M5 ² [M5 ³]	M21	M29	M19	M18 M20
Therevidae 1 вид	15	M1, M2 M31, M32 M5 ³	—	M27, M28	M5 ¹ M5 ² [M5 ³]	M21	M29	M19 ¹ M19 ²	M18 ¹ M18 ²
Mydidae 2 вида	13	M2 M30 ¹ M30 ² M31	M33 M38	M27	M5	M21	M29	M19	M18 M20
Trichoceridae 1 вид		M1, M2 M30, M31 M32	M33	M27, M28	M5 ¹ M5 ²		Не изучались		
Bibionidae 1 вид	14	M2 M30, M31 M39	—	M27, M28	M5 ¹ M5 ²	M21	M29	M19	M18 ¹ M18 ² M20

Примечание. В круглых скобках приведены мышцы, не найденные у некоторых видов семейства; в квадратных скобках — мышцы M5³, тергостернальные по происхождению, переходящие к обслуживанию чехла эдеагуса. Прочерк поставлен в тех случаях, когда соответствующие мышцы не найдены.

гениталий самцов 12 семейств из группы Brachycera—Orthorrhapha, а также Bibionidae и Trichoceridae. Общее число мышц гениталий изменяется в разных семействах Brachycera—Orthorrhapha от 9 до 21 пары. При этом в пределах некоторых семейств оно также может различаться довольно значительно — 13 и 14 пар у Rhagionidae (изучены 3 вида), 9, 10, 11 у Stratiomyidae (изучены 14 видов), 14, 16, 17, и 21 у Asilidae (изучены 7 видов). Однако в некоторых семействах число мышц по имеющимся материалам постоянно, у Tabanidae — 16 (изучены 5 видов).

6.2. МЫШЦЫ ЭПАНДРИЯ (ПРОКТИГЕРА И ЦЕРОК)

Наиболее постоянны в пределах Brachycera—Orthorrhapha мышцы проктигера M21, обычно представленные 1 парой, идущей от проктигера к эпандрию. Они расщеплены на 3 пары только у некоторых Asilidae и действуют как ретракторы и флексоры. Мышцы церок M29, связывающие церки с проктигером, также постоянны. Только у Bombyliidae эти мышцы расщепляются на 2 пары, которые действуют как синергисты. Кроме того, у некоторых из них (Villa) появляется еще пара мышц M37, проходящая внутри церок и связывающая их внутреннюю и наружную стенки. Ни у каких других изученных видов эта пара мышц не была найдена. Мышцы M21 и M29 Brachycera—Orthorrhapha соответствуют таковым Bibionidae. Мышцы эпандрия у Trichoceridae не были изучены.

6.3. МЫШЦЫ, СВЯЗЫВАЮЩИЕ ГЕНИТАЛИИ С ПРЕГЕНИТАЛЬНЫМ СЕГМЕНТОМ

Незначительные изменения отмечены в прегенитальных мышцах. Обычно это — эпандриальные мышцы M19 и гипандриальные M18 и M20. Эпандриальные мышцы M19, соединяющие эпандрий с VIII тергитом, в некоторых семействах (Solvidae, Stratiomyidae — род *Ptecticus*, Nemestrinidae, Asilidae — род *Trypanoides*, Therevidae) представлены 2 парами — M19¹ и M19².

У Bombyliidae и Acroceridae появляются новые мышцы M36, поворачивающие эпандрий. Эти мышцы идут от эпандрия к VIII стерниту, они парные у Acroceridae и непарные у Bombyliidae. Можно предположить, что они могли появиться путем расщепления прегенитальных мышц M18 или M19 на 2 пары мышц и изменения места прикрепления одной из них.

Гипандрий связан с предыдущим сегментом с помощью 2 пар мышц — M18 и M20. В разных семействах одна из этих пар может отсутствовать, чаще M20, реже (только у части Stratiomyidae и части Asilidae) — M18. Каждая из мышц может быть расщеплена на две, или если принять исходное состояние как у Bibionidae, одна из мышц M18 может редуцироваться. Наибольшее число мышц, связывающих гипандрий с предшествующим сегментом — 3 пары (Bibionidae, Solvidae, некоторые Asilidae), наименьшее — 1 пара, причем это чаще всего M18. Одна пара мышц M20 остается только у Stratiomyidae (за исключением *Ptecticus*). Это связано с редукцией VIII стернита у большинства Stratiomyidae. У *Ptecticus* VIII стернит не подвергся редукции и имеет мышцы M18. У Bombyliidae в связи с поворотом генитального сегмента мышцы M18 становятся асимметричными.

6.4. ТЕРГОСТЕРНАЛЬНЫЕ МЫШЦЫ

Тергостернальных мышц, связывающих гипандрий с эпандрием, 1 или 2 пары, причем 2 пары, по-видимому, можно считать исходным состоянием. У *Stratiomyidae*, *Tabanidae* и *Mydidae* одна из этих пар мышц редуцируется. Более сложное состояние находим у *Asilidae*, *Apioceridae* и *Therevidae*. Вполне вероятно, что тергостернальные по происхождению мышцы $M5^3$ переходят к обслуживанию чехла эдеагуса. Этот вопрос будет обсуждаться в разделе «Мышцы эдеагального комплекса».

6.5. МЫШЦЫ ГИПАНДРИЯ, БАЗИСТИЛЕЙ И ДИСТИСТИЛЕЙ

Базистили связаны с гипандрием чаще с помощью 1 пары мышц $M33$ (функционирующей как флексоры), реже 2 пар мышц или даже 3. Две пары мышц найдены у *Tabanidae*, *Asilidae* и *Mydidae*, 3 — у *Apioceridae*. Во многих семействах (*Bombyliidae*, *Nemestrinidae*, *Acroceridae*, *Therevidae*, *Stratiomyidae*) мышцы базистилей отсутствуют. У *Tabanidae* к этой группе относятся мышцы $M33$ и мышцы $M35$, идущие от дорсальных отростков базистилей к гипандрию. Мышцы $M35$ могли появиться двумя путями — смещением места прикрепления тергостернальных мышц $M5^2$ с эпандрия на гипандрий или расщеплением мышцы $M33$. У *Asilidae* и *Mydidae* мышцы базистилей представлены мышцами $M33$ и мышцами латеральных отростков базистилей $M38$. Латеральные отростки базистилей принимают участие в захвате и удержании брюшка самки. Мышцы $M38$ возникли, скорее всего, путем расщепления мышц $M33$. У *Apioceridae* найдены 3 пары мышц базистилей — это 2 пары флексоров — $M33^1$ и $M33^2$ — и мышцы латеральных отростков базистилей — $M38$. Мышцы $M33^1$ и $M33^2$ образовались, очевидно, путем расщепления мышц $M33$.

Более однотипно во всех семействах обеспечивается движение дистистилей за счет 2 пар мышц $M27$ и $M28$, абдукторов и аддукторов дистистилей. У представителей некоторых семейств дистистили редуцированы (*Solvidae*, *Acroceridae*, *Mydidae*). У *Solvidae* при этом утрачиваются и мышцы дистистилей. Захват брюшка самки, обычно выполняемый дистистилиями, у *Solvidae* обеспечивается мощными выростами базистилей с помощью мышц базистилей $M33$. У *Acroceridae* и *Mydidae* мышцы $M27$ сохраняются и берут на себя функцию флексоров гипандрия, обычно выполняемую мышцами $M33$. Функцию захвата у *Mydidae* при этом выполняют латеральные отростки базистилей.

6.6. МЫШЦЫ ЭДЕАГАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА

Наиболее сложна система мышц, обеспечивающих движение эдеагального комплекса. Эта система подвержена наибольшему изменению в пределах группы семейств, относимых к *Brachycera—Orthorrhapha*. Число мышц, управляющих движением эдеагального комплекса колеблется от 2 до 5 пар, а иногда достигает 6 пар (у некоторых *Asilidae*, *Apioceridae*, *Tabanidae*), и именно эта система мышц дает признаки, по которым можно судить о родстве изучаемых семейств.

Мускулатура эдеагального комплекса у изученных семейств пред-

ставлена мышцами чехла эдеагуса и мышцами аподемы эякулятора. У таких наиболее примитивных из имеющегося материала представителей, как Rhagionidae и Coenomyiidae (надсемейство Xylophagoidea), мышцы чехла эдеагуса представлены 2 парами: ретракторами чехла эдеагуса M1, связывающими вентральную пластинку чехла эдеагуса с дорсальными отростками базистилей, и протракторами чехла эдеагуса M2, идущими от вентральной части чехла эдеагуса к гипандрию. Эти мышцы втягивают и выдвигают чехол эдеагуса.

Функционирование аподемы эякулятора обеспечивается 3 парами мышц. Ретракторы аподемы эякулятора M30 соединяют базальную часть аподемы эякулятора и дистальную часть дорсальных отростков базистилей. Антагонисты этих мышц — протракторы аподемы эякулятора M31 — прикрепляются к дистальной части аподемы эякулятора и к вентральной части чехла эдеагуса. Также к аподеме эякулятора прикрепляется пара мышц M32, идущих к эякуляторным склеритам. В результате аподема эякулятора втягивается и выдвигается.

Мускулатура эдеагального комплекса Rhagionidae и Coenomyiidae имеет много общего с таковой Trichoceridae. У Trichoceridae найден тот же набор мышц эдеагального комплекса — M1, M2, M30, M31, M32. Сходны протракторы чехла эдеагуса M2. Несколько отличаются места прикрепления ретракторов чехла эдеагуса M1, протракторов аподемы эякулятора M32, мышц аподемы эякулятора M30. При этом функционирование мышц M1, M2, M32 Trichoceridae такое же как у Rhagionidae и Coenomyiidae. Функционирование мышц M30 и M31 у этих двух групп двукрылых противоположно. Мышцы M30 у Rhagionidae и Coenomyiidae — ретракторы (втягивают аподему эякулятора), у Trichoceridae — протракторы (выдвигают аподему эякулятора). Мышцы M31 у Rhagionidae и Coenomyiidae — протракторы, у Trichoceridae — ретракторы.

Мускулатура эдеагального комплекса Bibionidae отличается от таковой Rhagionidae и Coenomyiidae больше, чем Trichoceridae. У Bibionidae движение эдеагального комплекса обеспечивают 4 пары мышц: протракторы чехла эдеагуса M2, флексоры чехла эдеагуса M39, ретракторы аподемы эякулятора M30 и протракторы аподемы эякулятора M31. У Bibionidae не найдены ретракторы чехла эдеагуса M1, а также мышцы аподемы эякулятора M32, имеющиеся у Rhagionidae, Coenomyiidae, Trichoceridae. В эдеагальном комплексе Bibionidae найдены флексоры чехла эдеагуса M39, соединяющие дорсальную пластинку чехла эдеагуса с вентральными отростками чехла эдеагуса, не отмеченные у Rhagionidae, Coenomyiidae и Trichoceridae. Достаточно сходны у Bibionidae, Rhagionidae и Coenomyiidae мышцы M2, M30 и M31.

В то же время скелет и мускулатура эдеагального комплекса Tipulidae (*Tipula czizeki* de Jong) резко отличается как от Trichoceridae и Bibionidae, так и от Brachycera—Orthorrhapha, и трудно поддаются гомологизации (см. главу «Мускулатура гениталий самцов некоторых других двукрылых»).

Скелет и мускулатура эдеагального комплекса Tabanidae при общем сходстве с Rhagionidae и Coenomyiidae более специализированы и усложнены. Происходит интенсификация функций структур эякуляторного

комплекса: удлиняются аподема эякулятора и дорсальные отростки базистилей, возникают эякуляторные острия, причлененные к аподеме эякулятора. С этим связано появление мышц эякуляторных острий *M34* и расщепление ретракторов аподемы эякулятора *M30* на 2 пары (*M30*¹ и *M30*²). Мышцы *M34*, возможно произошли путем расщепления мышц *M32*. В целом число мышц эдеагального комплекса увеличивается до 6 пар, при этом подвижность аподемы эякулятора увеличивается. Подвижность чехла эдеагуса *Tabanidae* по сравнению с *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* уменьшается за счет отсутствия, как и у *Bibionidae*, ретракторов чехла эдеагуса *M1*. Комплекс структур эякулятора становится более подвижным.

Эволюция эдеагального комплекса *Stratiomyioidea* в отличие от *Tabanidae* шла в другом направлении. Произошла редукция эякуляторного комплекса до небольшого обособленного склерита. Он окружен мышцами, работающими как компрессоры, т. е. сжимающими его, и не связан мышцами с чехлом эдеагуса. Происходит утрата мышц *M30*, *M31* и *M32*. Аподема эякулятора несет только функцию нагнетания спермы и теряет подвижность. Эту функцию целиком берет на себя чехол эдеагуса, он становится значительно более подвижен по сравнению с *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* и тем более *Tabanidae*. Вентральная пластинка чехла эдеагуса вытягивается в аподему чехла эдеагуса, мышцы аподемы чехла эдеагуса *M1* и *M2* при этом сильно развиты. У *Solvidae* и в наиболее примитивном подсемействе *Stratiomyidae* — *Beridinae*, а также *Sarginae* аподема чехла эдеагуса короткая, и с ней связаны 2 пары мышц — *M1* и *M2*. В наиболее продвинутых подсемействах *Stratiomyidae* (*Stratiomyinae*, *Clitellariinae*, *Pachygasterinae*) аподема чехла эдеагуса еще более вытягивается, и ретракторы аподемы чехла эдеагуса *M1* расщепляются на 2 пары мышц. Дорсальная пластинка чехла эдеагуса редуцируется. Это делает чехол эдеагуса более маневренным, что вполне компенсирует редукцию комплекса эякулятора.

У *Nemestrinidae* и *Bombyliidae* сохраняется тот же набор мышц эдеагального комплекса, что у *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*. При этом скелет эдеагального комплекса *Nemestrinidae* достаточно сильно отличается от *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*. Он представляет собой значительно менее расчлененное образование с редуцированным, в некоторой степени, эякуляторным комплексом. Эякуляторные склериты отсутствуют, аподема эякулятора представлена маленькой пластинкой. Видимо, такое строение нужно рассматривать как вторичное явление, так как все мышцы, характерные для эякуляторного комплекса *Xylophagoidea*, у *Nemestrinidae* присутствуют (ретракторы и протракторы аподемы эякулятора *M30*, *M31* и *M32*). В то же время чехол эдеагуса *Nemestrinidae* менее жестко сочленен с базистилиями по сравнению с *Xylophagoidea*, становится более подвижным, при этом удлиняется его дистальная часть. Ретракторы и протракторы чехла эдеагуса *M1* и *M2* очень мощно развиты. Чехол эдеагуса становится все более подвижным. В какой-то степени это напоминает изменения, произошедшие в гениталиях *Stratiomyioidea*, но у последних они зашли значительно более далеко. Видимо, это параллельные процессы.

Также все мышцы эдеагального комплекса *Xylophagoidea* имеются

в гениталиях Bombyliidae. Эдегальный комплекс Bombyliidae не монолитный, как у Nemestrinidae, а даже более расчленен, чем у Xylophagoidea, причем отдельные склериты достаточно видоизменены. В частности, вытянута вентральная пластинка чехла эдегуса. Чехол эдегуса менее жестко сочленен с гипандрием. В общем чехол эдегуса становится более подвижным. Эякуляторный комплекс (а именно, аподема эякулятора и эякуляторные склериты) хорошо развит.

Все мышцы, обеспечивающие подвижность эякуляторного комплекса (ретракторы аподемы эякулятора *M30* и протракторы аподемы эякулятора *M31* и *M32*) и чехла эдегуса (протракторы и ретракторы чехла эдегуса *M1* и *M2*), сильно развиты. Таким образом, у Bombyliidae в отличие от Nemestrinidae и Xylophagoidea хорошо развиты и очень подвижны как эякуляторный комплекс, так и чехол эдегуса.

Скелет гениталий Bombyliidae несколько видоизменен по сравнению с Nemestrinidae и Xylophagoidea. Это выражается в редукции IX стернита, слиянии базистилей и укорочении дорсальных отростков базистилей. В связи с этим у Bombyliidae у мышц *M1* и *M2* происходит смена функций по сравнению с этими мышцами у Xylophagoidea и Nemestrinidae. Мышцы *M1* у Bombyliidae становятся протракторами, а мышцы *M2* — ретракторами чехла эдегуса.

У Acroceridae происходит значительное усиление и видоизменение эякуляторного комплекса, а именно — очень мощное развитие аподемы эякулятора и особенно эякуляторных склеритов. С этим связано очень сильное развитие и видоизменение группы мышц эякуляторного комплекса, которая, однако, представлена теми же мышцами, что и у Xylophagoidea (*M30*, *M31*, *M32*). Чехол эдегуса при этом становится несколько менее подвижным за счет отсутствия мышц *M1*, имеющих у Xylophagoidea, Nemestrinidae и Bombyliidae. В результате движение чехла эдегуса у Acroceridae осуществляется только при сокращении пары мышц — протракторов *M2*.

Asilidae, Apioceridae и Therevidae объединяет появление в системе мышц чехла эдегуса новой пары мышц *M5*³, связывающих чехол эдегуса с эпандрием и действующих как ретракторы чехла эдегуса. Во всех других ранее рассмотренных семействах мышцы от чехла эдегуса идут только к гипандрию, но не к эпандрию. Вопрос о происхождении этих мышц сложный и спорный. Вполне вероятно, что мышцы *M5*³ возникли путем расщепления тергостернальных мышц *M5* и перемещения места прикрепления одной из пар с базистилей на чехол эдегуса. Альтернативное предположение — расщепление и перемещение мышц чехла эдегуса с гипандрия на эпандрий — возможно, но менее вероятно, так как такой тенденции у двукрылых не отмечено. Расщепление мышц чехла эдегуса отмечено только у Stratiomyidae, при этом перемещений мест прикрепления нет. Более того, у изученных двукрылых вообще не отмечено тенденции к перемещению мест прикрепления каких бы то ни было мышц с гипандрия на эпандрий. У Asilidae наблюдается тенденция не к расщеплению мышц чехла эдегуса *M1* и *M2*, а к редукции их. Так, в подсемействе Asilinae их нет совсем, поэтому здесь трудно предположить расщепление и перемещение мест прикрепления мышц чехла эдегуса.

Напротив, у двукрылых с легкостью происходит расщепление тергостернальных мышц и перемещение мест их прикрепления.

Вероятно, у *Apiosceridae* можно видеть начальную стадию расщепления тергостернальных мышц $M5^1$ на 2 пары и обособления мышц $M5^3$, при этом мышцы $M5^2$ не изменяются. Места прикрепления обеих пар мышц расположены очень близко как на эпандрии, так и, главным образом, на дорсальном мосте. Мышцы $M5^1$ прикрепляются к средней части дорсального моста, мышцы $M5^3$ — к базальному краю средней части дорсального моста. При этом нужно отметить предварительное смещение, видимо, еще нерасщепленных мышц $M5^1$ на дорсальный мост. У других изученных представителей двукрылых тергостернальные мышцы $M5$ прикрепляются к базистилиям у основания дорсального моста или к дорсальным отросткам базистилей.

В достаточно примитивном подсемействе *Asilidae* — *Leptogastrinae* наблюдается уже четкое обособление мышц $M5^3$. Мышцы $M5^3$ у *Leptogastrinae* прикрепляются, как и у *Apiosceridae*, к базальному краю средней части дорсального моста; мышцы $M5^1$ связаны с латеральной частью дорсального моста недалеко от места сочленения с базистилиями. У *Dasypogoninae* и в других подсемействах *Asilidae* мышцы $M5^1$ прикрепляются уже не к дорсальному мосту, а к латеральной части базистилей. С дорсальным мостом остаются связанными мышцы $M5^3$.

Таким образом, расположение тергостернальных мышц у *Apiosceridae*, *Leptogastrinae*, *Dasypogoninae* указывает на вполне вероятный путь образования мышц $M5^3$. Все это приводит к выводу о более вероятном тергостернальном происхождении мышц $M5^3$.

Наиболее разнообразен состав мышц эдеагального комплекса в разных подсемействах *Asilidae*. Здесь наблюдается утрата части мышц или, наоборот, их расщепление. Так, у *Laphriinae* отсутствуют мышцы $M2$, у *Asilinae* и *Apocleinae* — $M1$, $M2$ и $M32$ (подробное описание и сравнение приведено в главе 4). У *Laphriinae* и *Apocleinae* происходит расщепление мышц $M30$ на 2 пучка — $M30^1$ и $M30^2$. У *Apocleinae*, кроме этого, мышцы $M31$ расщеплены на 3 пучка — $M31^1$, $M31^2$ и $M31^3$. Характер мускулатуры гениталий самцов *Asilidae* (особенно подсемейств *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*, которые наиболее близки к исходному состоянию в семействе) имеет наибольшее число общих черт с характером мускулатуры гениталий *Xylophagoidea*. У представителей подсемейств *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae* найдены все мышцы эдеагального комплекса, имеющиеся у *Xylophagoidea*, *Nemestrinidae* и *Bombyliidae*. Эдеагальный комплекс, в том числе аподема эякулятора и склериты эякулятора, у *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae* хорошо развит и более сложен, чем у *Xylophagoidea*, причем он подвижнее эдеагального комплекса *Xylophagoidea* за счет менее жесткой связи с гипандрием. Ретракторы и протракторы чехла эдеагуса $M1$ и $M2$, ретракторы аподемы эякулятора $M30$ и протракторы аподемы эякулятора $M31$ и $M32$ соответствуют таковым *Xylophagoidea*, *Nemestrinidae* и, в общем, *Bombyliidae*.

Asilidae, по-видимому, эволюционировали в двух направлениях: в первом (подсемейства *Laphriinae*, *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*) наблюдается усиление подвижности всего эдеагального комплекса при ослаб-

лении фиксирующей функции гипандрия и эпандрия, во втором (подсемейства *Asilinae* и *Apocleinae*) достигается более жесткая фиксация брюшка самки при малоподвижном чехле эдеагуса.

Несмотря на большую расчлененность чехла эдеагуса на отдельные склериты в эдеагальном комплексе *Apocleridae* найдены те же мышцы, что и у наиболее примитивных *Asilidae* — *Leptogastrinae* и *Dasypogoninae*, а именно мышцы *M1*, *M2*, *M30*, *M31*, *M32*. Имеющиеся отличия в месте прикрепления мышц *M5*³ описаны выше, немногие другие — в главе 4.

Мускулатура эдеагального комплекса *Asilidae* и *Therevidae* имеет много общих черт, при этом чехол эдеагуса *Therevidae* значительно более специализирован: менее расчленен, вытянуты его дистальная и базальная части, он более подвижно сочленен с базистилиями. Подвергается некоторой редукции эякуляторный комплекс, отсутствуют эякуляторные склериты, уменьшается в размере аподема эякулятора, исчезает и пара мышц эякуляторного комплекса — ретракторы аподемы эякулятора *M30*, связывающие у *Xylophagoidea*, *Bombylioidea* и *Asilidae* аподему эякулятора с дорсальными отростками базистилей. В результате этого к аподеме эякулятора прикрепляются только протракторы аподемы *M31* и *M32*, соединяющие аподему эякулятора с чехлом эдеагуса. Аподема эякулятора при этом становится менее подвижной. В связи с нерасчлененностью эдеагального комплекса *Therevidae* мышцы *M32* прикрепляются к дорсальной пластинке чехла эдеагуса, а не к эякуляторным склеритам, как у *Dasypogoninae* и *Laphriinae* из *Asilidae*. Таким образом, у *Therevidae* в некоторой степени наблюдается уже отмеченная у *Stratiomyidae* и *Nemestrinidae* тенденция к большей подвижности чехла эдеагуса и меньшей — эякуляторного комплекса.

В гениталиях *Mydidae* мышцы *M5*³ не обнаружены. Чехол эдеагуса двигается только за счет сокращений протракторов чехла эдеагуса *M2*, в то время как ретракторы *M1*, хорошо развитые у большинства *Asiloidea*, отсутствуют. Отсутствуют у *Mydidae* также мышцы аподемы эякулятора *M32*, имеющиеся у *Asilidae* (за исключением подсемейств *Asilinae* и *Apocleinae*). Так же, как у *Asilidae* в подсемействах *Laphriinae* и *Apocleinae*, у *Mydidae* отмечено расщепление мышц аподемы эякулятора *M30* на 2 пары.

Во всех семействах, традиционно относимых к *Brachycera*—*Orthorrhapha*, по сравнению с *Bibionidae* и *Trichoceridae* происходит усложнение мускулатуры эдеагального комплекса, расщепление отдельных мышц, появление новых мышц, смена функций мышц, даже переход тергостернальных мышц к обслуживанию чехла эдеагуса. Только у *Stratiomyidae* и *Solvidae* число мышц этого комплекса сокращается.

В целом система мышц генитального комплекса в пределах *Brachycera*—*Orthorrhapha* подвергается значительным преобразованиям. Эти преобразования заключаются в следующем: 1) редукция отдельных мышц, 2) расщепление мышц на 2 или 3 пучка, 3) появление новых мышц, 4) асимметричное развитие отдельных пар мышц, 5) перемещение мест прикрепления мышц, 6) смена функций мышц. В итоге увеличивается число мышц эдеагального комплекса при сокращении других групп мышц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вопросы системы и филогении отряда двукрылых в целом в последние 2 десятилетия очень интенсивно разрабатываются (Б. Б. Родендорф, 1961, 1964, 1977, 1980; Hennig, 1958, 1967, 1968, 1973; Stone et al., 1965; Papavero, 1967; Delfinado, Hardy, 1973, 1975, 1977; Stuckenberg, 1973; Steyskal, 1974; Nagatomi, 1977; Oldroyd, 1977; Crosskey, 1980; McAlpine et al., 1981; Hackman, Väisänen, 1982, 1985).

Семейства, ранее относимые к Brachycera—Orthorrhapha, чаще всего группируют в несколько надсемейств: Stratiomyioidea, Xylophagoidea, Tabanoidea, Bombylioidea, Asiloidea и Empidoidea. Эти надсемейства включают в себя более 20 семейств, однако число принимаемых семейств, надсемейств и состав последних у разных авторов очень различается. Например, «низшие» Brachycera, к которым традиционно относят такие семейства, как Stratiomyidae, Solvidae, Pantophthalmidae, Rachiceridae, Xylophagidae, Coenomyiidae, Pelecorhynchidae, Rhagionidae, Athericidae и Tabanidae, чаще разделяют на 3 надсемейства: Xylophagoidea, Stratiomyioidea и Tabanoidea (Hennig, 1973; Steyskal, 1974; Stuckenberg, 1973; Hackman, Väisänen, 1985). Однако иногда принимают только 2 надсемейства — Stratiomyiidea и Tabanidea (Б. Б. Родендорф, 1964; Nagatomi, 1977, 1984) или даже все семейства относят к одному надсемейству Tabanoidea (Б. Б. Родендорф, 1977, 1980). Группируются семейства этими авторами также различно. При обосновании предложенных классификаций ранее не использовались признаки мускулатуры гениталий самцов. Мускулатура генитального аппарата самцов этой группы двукрылых крайне разнообразна. Она дает много новых признаков, особенно это касается мышц эдеагального комплекса.

В свете данных, полученных при изучении мускулатуры гениталий самцов, интересно остановиться на отношениях Brachycera—Orthorrhapha с так называемыми Nematocera. Из последних было изучено по 1 представителю из 3 семейств (Tipulidae, Trichoceridae и Bibionidae). Tipulidae и Trichoceridae традиционно относят к Tipulomorpha, Bibionidae принадлежат к Bibionomorpha, древние представители которых считаются предками Brachycera (Hennig, 1973; Б. Б. Родендорф, 1980; Hackman, Väisänen, 1982).

Наибольшее сходство мускулатуры гениталий самцов обнаружено у Trichoceridae и Xylophagoidea (Brachycera—Orthorrhapha). Фактически набор мышц у них одинаковый. Мускулатура гениталий Bibionidae имеет

существенные отличия как от *Trichoceridae*, так и *Xylophagoidea*, но все же в сравнительном плане *Bibionidae* ближе к тем и другим, чем *Tipulidae*, мускулатура гениталий которых оказалась крайне своеобразной и очень отличающейся от остальных изученных групп. Особенно важно, что это своеобразие в первую очередь касается мышц эдеагального комплекса.

Из перечисленных фактов можно сделать следующие заключения. Вероятно, что к *Brachysaga—Orthorrhapha* наиболее близко стоят *Trichoceridae*. Это соответствует утверждению Н. П. Кривошеиной (1969, 1977, 1988), что короткоусые двукрылые связаны с трихоцеридно-анизоподидным комплексом. Подтверждается мнение о том, что *Bibionidae* — представители высокоспециализированной ветви бибиоморфных двукрылых, далекие как от исходных длинноусых, так и от предковых форм короткоусых двукрылых. Принципиальные различия между *Trichoceridae* и *Tipulidae* наводят на мысль о необходимости дальнейших исследований отношений этих семейств и, вообще, всех *Tipulomorpha*. Н. П. Кривошеина (1979, 1988) считает, что *Tipulidae* и *Trichoceridae* не имеют тесных связей друг с другом. Вуд и Боркент (Wood, Borkent, 1986) перенесли *Trichoceridae* из *Tipulomorpha* в *Psychodomorpha*. Признаки мускулатуры гениталий самцов не противоречат, а согласуются с таким утверждением.

Как уже было отмечено, анализ мускулатуры гениталий всех изученных групп показывает наибольшую близость к основному плану *Brachysaga* по этому комплексу признаков семейств *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*, которых Штукенберг, Хакман и Вяйсянен включают в *Xylophagoidea*. У *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* выявлено практически полное сходство мускулатуры гениталий самцов, что может рассматриваться только как результат близкого родства. Это совпадает с мнением других авторов, полученном на основании иных структур и групп признаков (Stuckenberg, 1973; Hackman, Väisänen, 1985). В связи с этим *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* невозможно помещать в разные надсемейства, как это делают Хенниг (Hennig, 1973), Нагатоми (Nagatomi, 1977) и другие. Хотя мускулатура гениталий *Xylophagidae* нами не исследовалась, мы принимаем отнесение *Rhagionidae* к надсемейству *Xylophagoidea*, следуя Хакману и Вяйсянену (Hackman, Väisänen, 1985).

Скелет и мускулатура гениталий самцов *Tabanidae* специализированы и усложнены по сравнению с таковыми *Rhagionidae* и *Coenomyiidae*. У *Tabanidae* наблюдается усложнение эякуляторного комплекса, увеличение числа его мышц и, как следствие, интенсификация функций эякуляторного комплекса; чехол эдеагуса при этом теряет подвижность, идет процесс редукции его мышц. Отличия в строении мускулатуры гениталий самцов *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* от *Tabanidae* свидетельствуют против сближения *Rhagionidae* с *Tabanidae* и подтверждают точку зрения Штукенберга (Stuckenberg, 1973), Хакмана и Вяйсянена (Hackman, Väisänen, 1985) о переносе *Rhagionidae* из надсемейства *Tabanoidea* в надсемейство *Xylophagoidea*.

Эволюция эдеагального комплекса *Stratiomyidae* и *Solvidae* шла в направлении редукции эякуляторного комплекса и соответственно мышц эякуляторного комплекса до 1 пары. При этом сильно видоизменяется и становится подвижным чехол эдеагуса. Эти семейства должны

быть выделены в отдельное надсемейство *Stratiomyioidea*. Ряд различий в мускулатуре гениталий самцов *Solvidae* и *Stratiomyidae* соответствует выделению *Solvidae* в отдельное семейство, причем по некоторым признакам *Solvidae* ближе к ксилофагоидным предкам. К этим признакам относятся наличие у *Solvidae*, как и у *Xylophagoidea*, 2 пар тергостеральных мышц $M5^1$ и $M5^2$ (у *Stratiomyidae* только 1 пара $M5$), флексоров гипандрия $M33$, отсутствующих у *Stratiomyidae*, а также меньшая по сравнению со *Stratiomyidae* подвижность чехла эдеагуса. Результаты изучения мускулатуры гениталий самцов согласуются с утверждением В. Г. Ковалева (1979), что *Stratiomyioidea* — своеобразное ответвление древнего рагионидного ствола. Хенниг (Hennig, 1958, 1967, 1968, 1973), Стейскал (Steyskal, 1974) и Нагатоми (Nagatomi, 1977) также сближали *Stratiomyioidea* с *Xylophagoidea*.

Скелет и мускулатура генитального аппарата самцов надсемейств *Xylophagoidea*, *Tabanoidea* и *Stratiomyioidea* существенно различаются. Особенно это относится к эдеагальному комплексу. По этим признакам перечисленные надсемейства образуют три четкие группы. Таким образом, объединение в системе *Diptera* всех «низших» *Brachycera* в 1 надсемейство, как это сделано Б. Б. Родендорфом (1977, 1980), не отражает присущей им дифференциации и не может быть принято. На это же указывает Н. П. Кривошеина (1979) на основании изучения личиночных признаков. Более точно отражает взаимоотношение этих групп такая система «низших» *Brachycera*, когда их подразделяют на 3 надсемейства: *Xylophagoidea*, *Tabanoidea* и *Stratiomyioidea*.

Скелет и мускулатура гениталий самцов *Bombyliidae*, *Nemestrinidae* и *Acroceridae* оказались достаточно отличающимися друг от друга, поэтому целесообразность объединения этих 3 семейств в 1 надсемейство остается под вопросом. Естественность этого объединения ставил под сомнение Стейскал (Steyskal, 1974).

При сравнении характера мускулатуры гениталий самцов *Nemestrinidae* и *Bombyliidae* с другими группами *Brachycera* — *Orthorrhapha* выявляется близость этих семейств к *Xylophagoidea*, причем наибольшее сходство с *Xylophagoidea* обнаруживают *Nemestrinidae*. В общем, в гениталиях *Nemestrinidae*, несмотря на отличия в их скелете, найдены практически все мышцы, представленные в гениталиях *Xylophagoidea*. Также все мышцы *Xylophagoidea* имеются в гениталиях *Bombyliidae*. Это подтверждает мнение В. Ф. Зайцева (1984) и Стейскала (Steyskal, 1974), что предки бомбилионидей обособились от первичных *Rhagionidae*.

У *Acroceridae* происходит более глубокая модификация скелета гениталий. Между мускулатурой гениталий *Acroceridae* и *Xylophagoidea* найдено значительно больше различий.

Семейство *Asilidae* по комплексу признаков мускулатуры гениталий в отличие от всех других изученных семейств *Brachycera* — *Orthorrhapha* представляет собой весьма разнообразную группу. Характер мускулатуры гениталий самцов *Asilidae* и, особенно, подсемейств *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*, которые наиболее близки к исходному состоянию в семействе, имеет наибольшее число общих черт с характером мускулатуры

гениталий *Xylophagoidea*. Это подтверждает происхождение *Asiloidea* от первичных *Rhagionidae*.

Мускулатура гениталий *Leptogastrinae* очень близка к таковой *Dasypogoninae*. Следовательно, этот комплекс признаков не дает основания для выделения *Leptogastrinae* в отдельное семейство, как это делают Мартин (Martin, 1968) и Папаверо (Papavero, 1973). Видимо, лучше, следуя Теодору (Theodor, 1976, 1980), рассматривать *Leptogastrinae* как подсемейство *Asilidae*.

Asilidae, видимо, эволюционировали в двух направлениях, что вполне согласуется с филогенетической схемой, предложенной Папаверо (Papavero, 1973). В подсемействах *Laphriinae* и *Dasypogoninae* происходит усиление подвижности всего эдеагального комплекса при ослаблении фиксирующей функции гипандрия и эпандрия. В подсемействах *Asilinae* и *Aprocleinae* достигается более жесткая фиксация брюшка самки при малоподвижном эдеагальном комплексе.

Значительное сходство мускулатуры гениталий самцов *Asilidae*, *Apioceridae* и *Therevidae* указывает на то, что эти семейства вполне могут быть объединены в одно надсемейство *Asiloidea*. В первую очередь их объединяет наличие найденных только у этих семейств тергостернальных мышц $M5^3$, перешедших к обслуживанию эдеагального комплекса.

Не ясно положение семейства *Mydidae*. Мускулатура гениталий самцов *Mydidae* в различной степени отличается от всех остальных изученных семейств. *Mydidae* не могут быть сближены с *Asilidae*, так как у них нет мышц $M5^3$, но в то же время у них так же, как у последних, развиты мышцы латеральных отростков базистилей $M38$.

В итоге на основании мускулатуры генитального комплекса самцов может быть предложена следующая группировка изученных семейств.

1. Наиболее близкие к основному плану *Brachycera*

Rhagionidae
Coenomyiidae
Tabanidae

2. Происходит расщепление мышц эякуляторного комплекса и интенсификация функций эякуляторного комплекса, чехол эдеагуса теряет подвижность

Stratiomyidae
Solvidae

3. Характеризуется редукцией мышц эякуляторного комплекса, чехол эдеагуса становится очень подвижным

Nemestrinidae

4. Сохраняются все мышцы эякуляторного комплекса *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* при редукции скелета эякуляторного комплекса

Bombyliidae

5. Сохраняются все мышцы эдеагального комплекса *Rhagionidae* и *Coenomyiidae* при изменении функций и мест прикреплений некоторых из них, наряду с модификацией скелета гениталий

6. Мощное развитие мышц эякуляторного комплекса приводит к интенсификации функций этого комплекса, чехол эдеагуса становится менее подвижен

7. Развитие характерной пары тергостернальных мышц $M5^3$, перешедших к обслуживанию эдеагального комплекса

8. Отличается от всех остальных групп, тергостернальные мышцы $M5^3$ отсутствуют, наблюдается уменьшение подвижности чехла эдеагуса

Acroceridae

Asilidae

Apioceridae

Therevidae

Mydidae

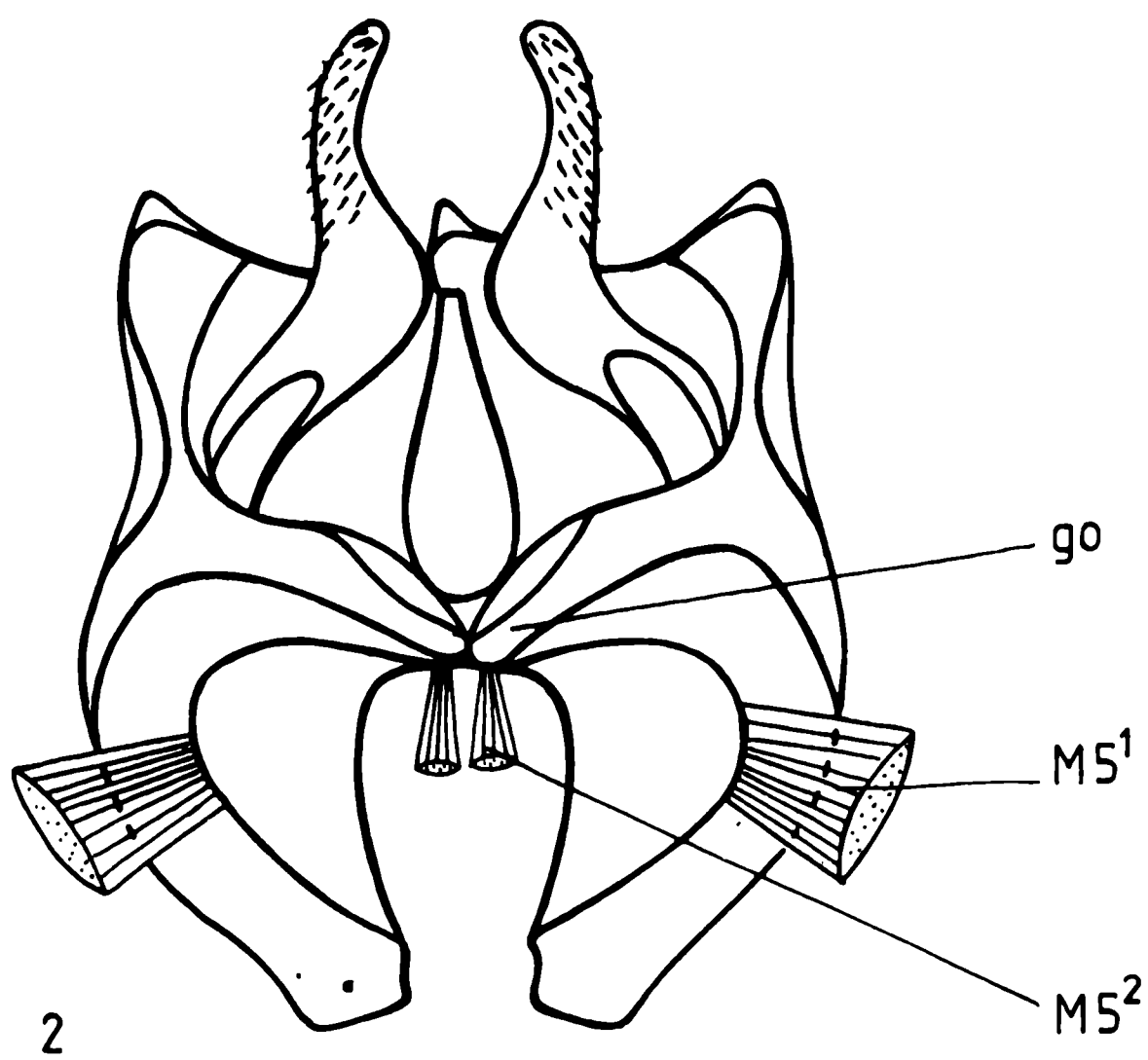
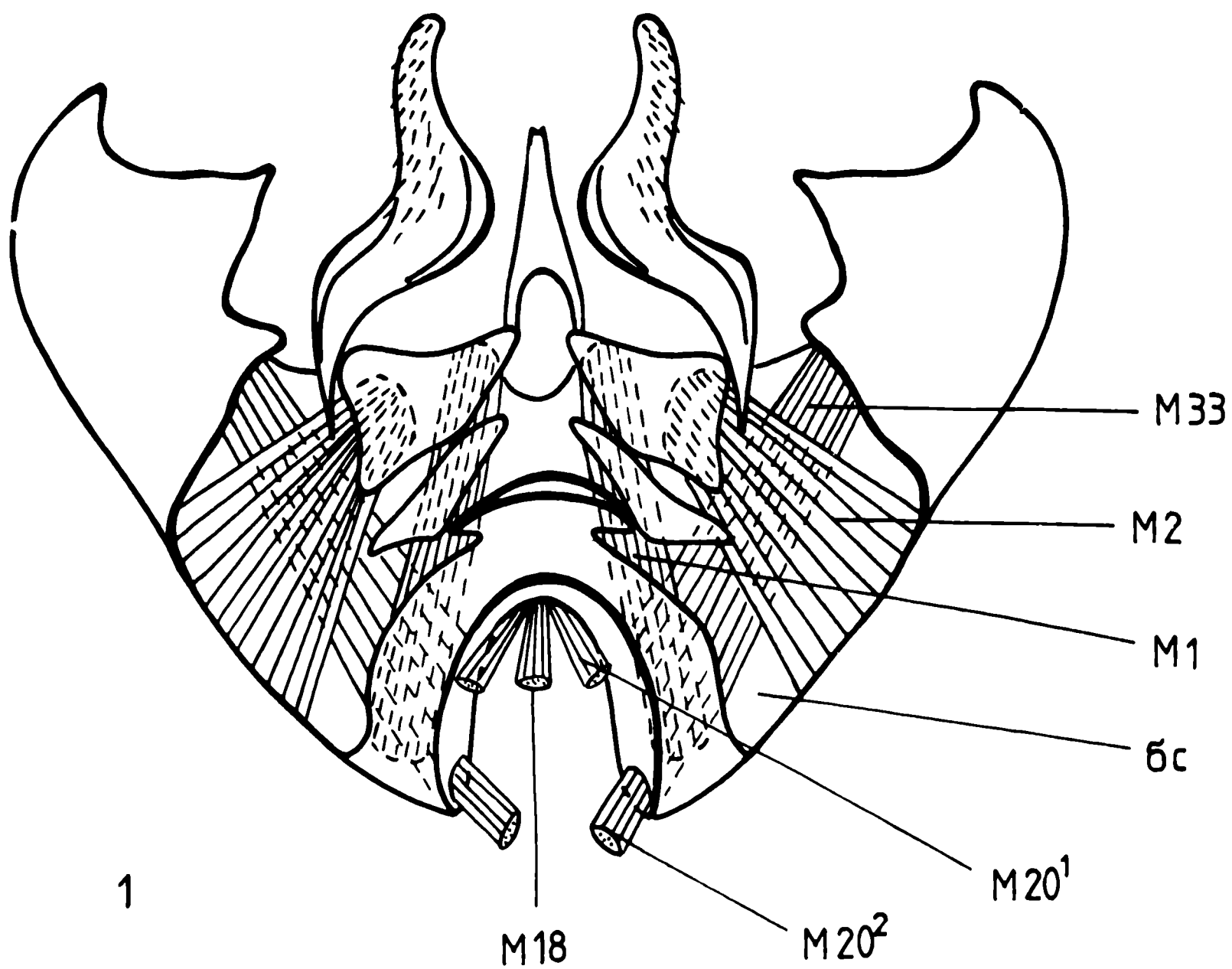


Рис 1- -2. *Solva moiwana* Mats. (Solvidae)
 1 гинандрій, вирости базистилей оголені; 2 дорсальна сторона гинандрія

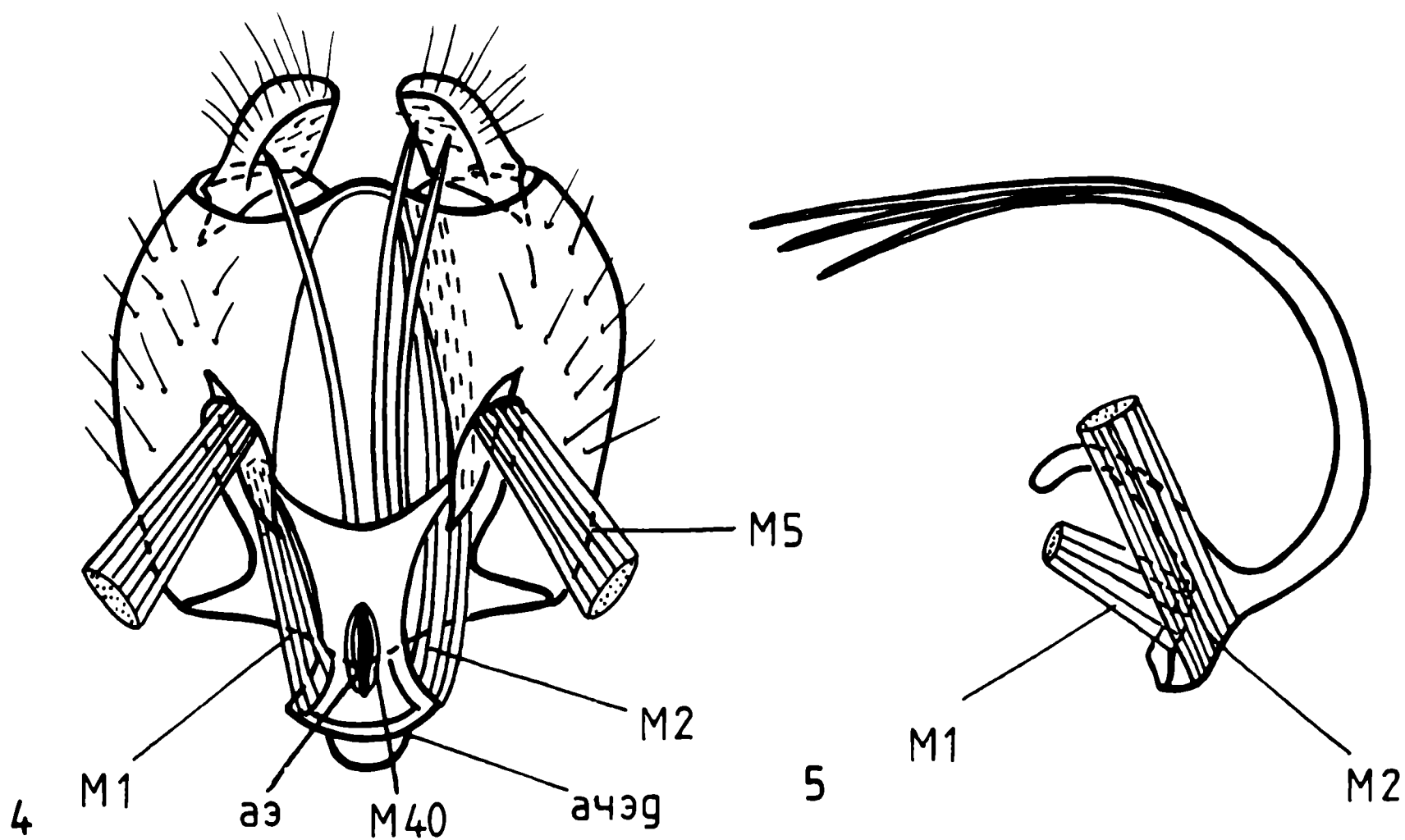
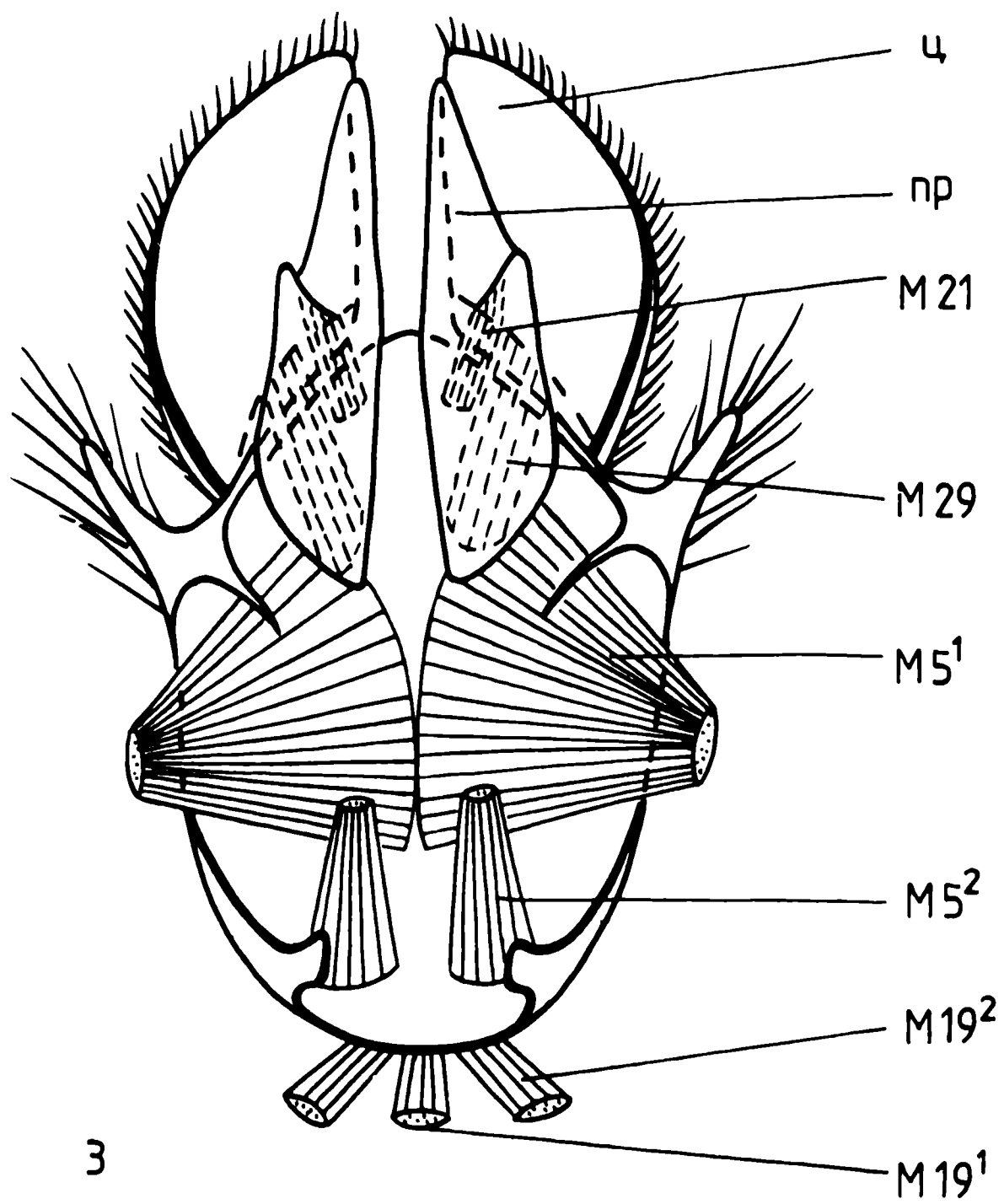


Рис. 3 5. 3 *Solva moiwana* Mats. (Solvidae) Эпандрий
4 5 *Beris fuscipes* Mg. (Stratiomyidae) 4 гипандрий, справа удалена M1,
слева M2. 5 эдегальный комплекс

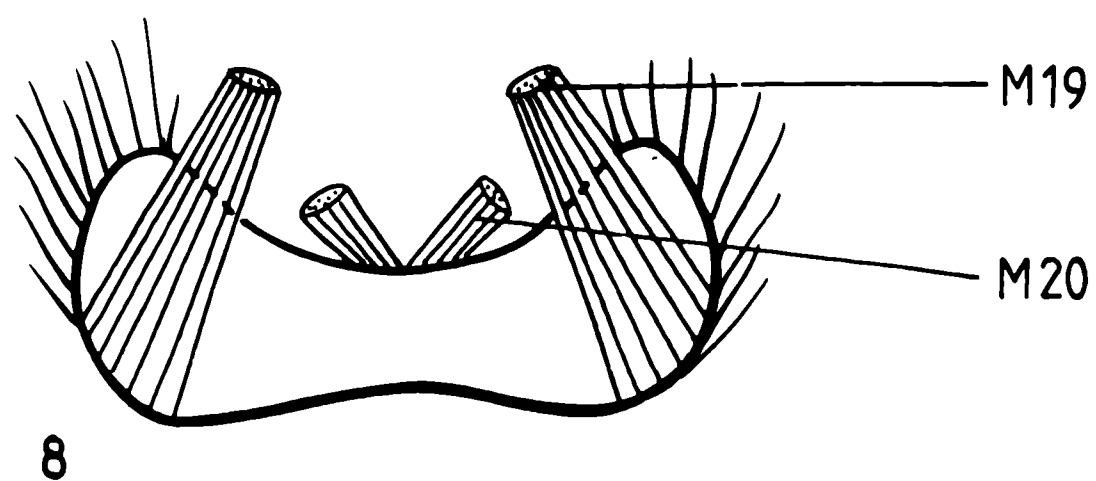
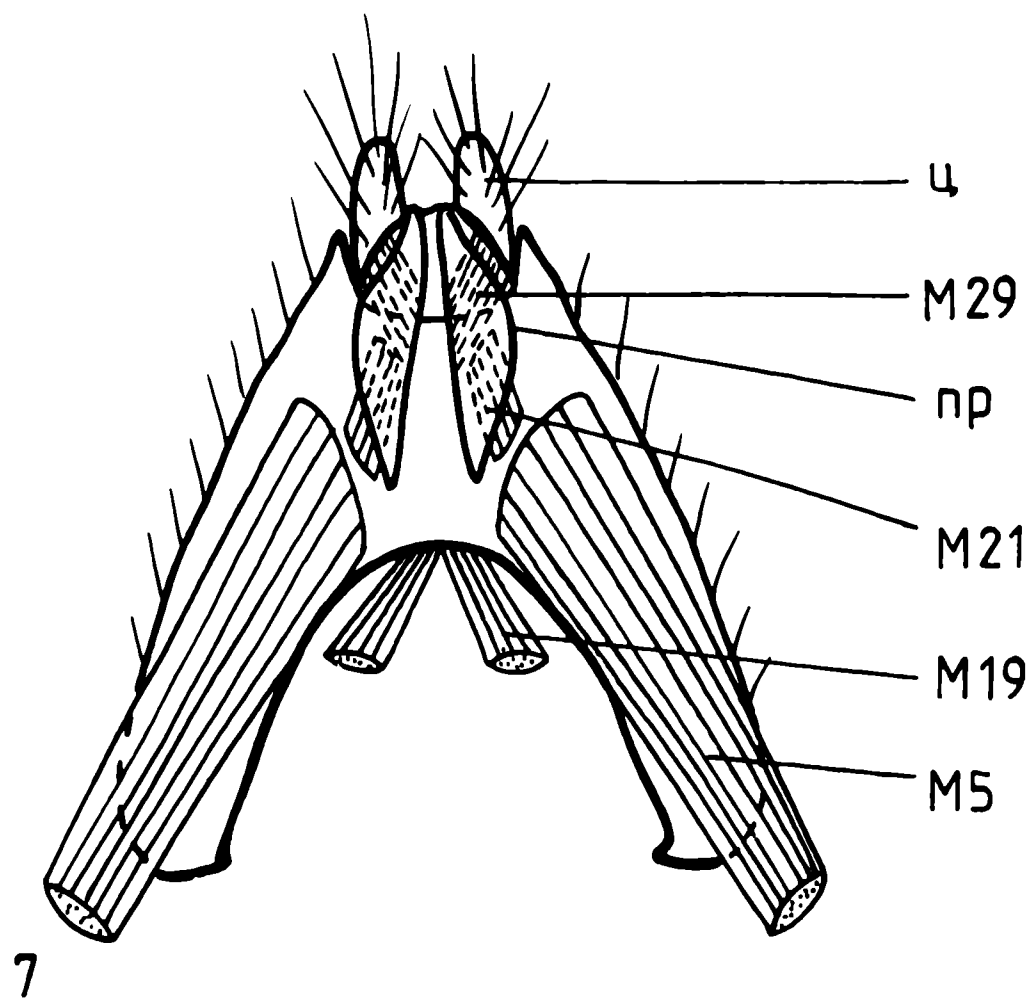
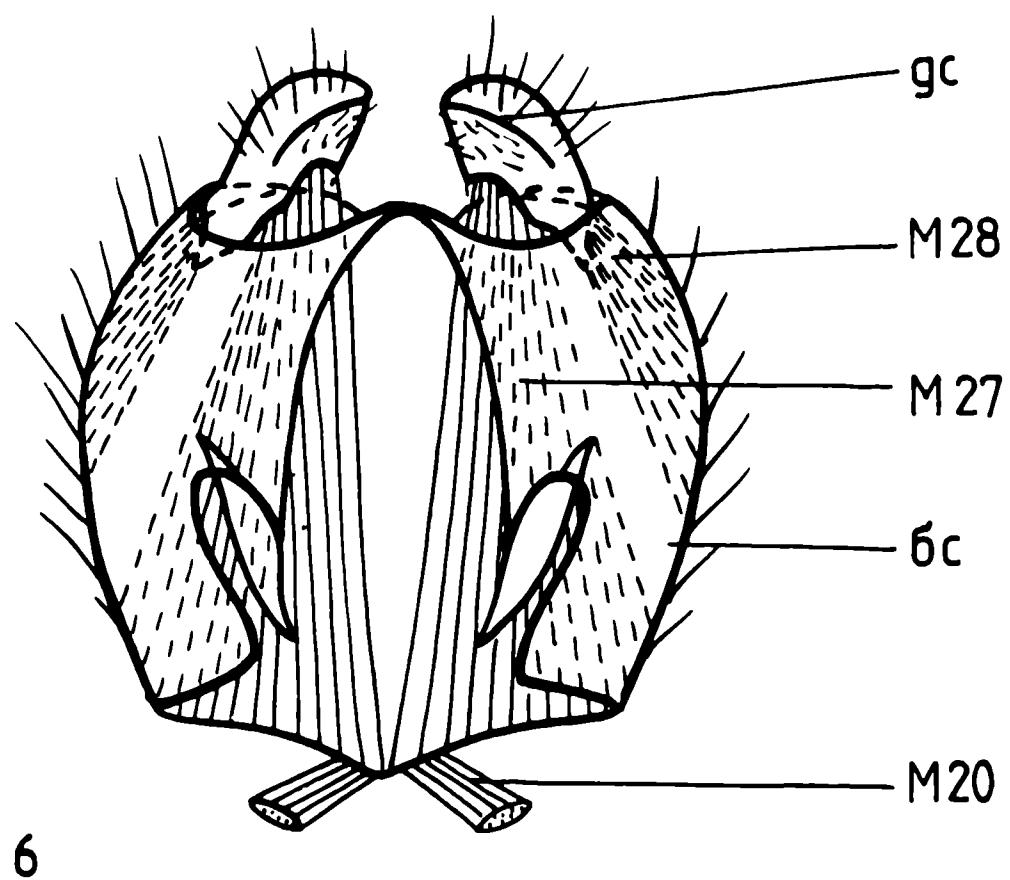


Рис. 6—8. *Beris fuscipes* Mg. (Stratiomyidae)
6 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 7 — эпандрій; 8 — VIII тергит

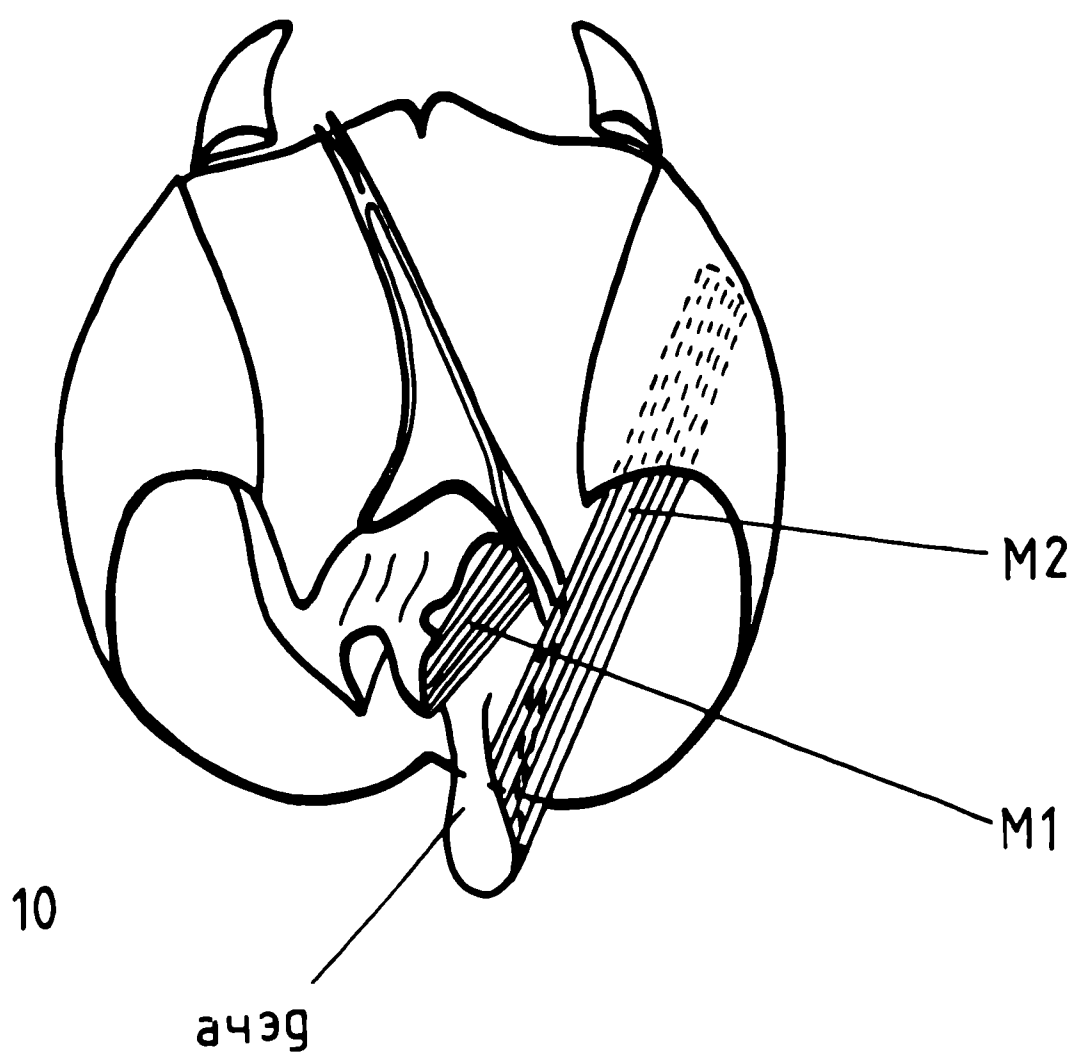
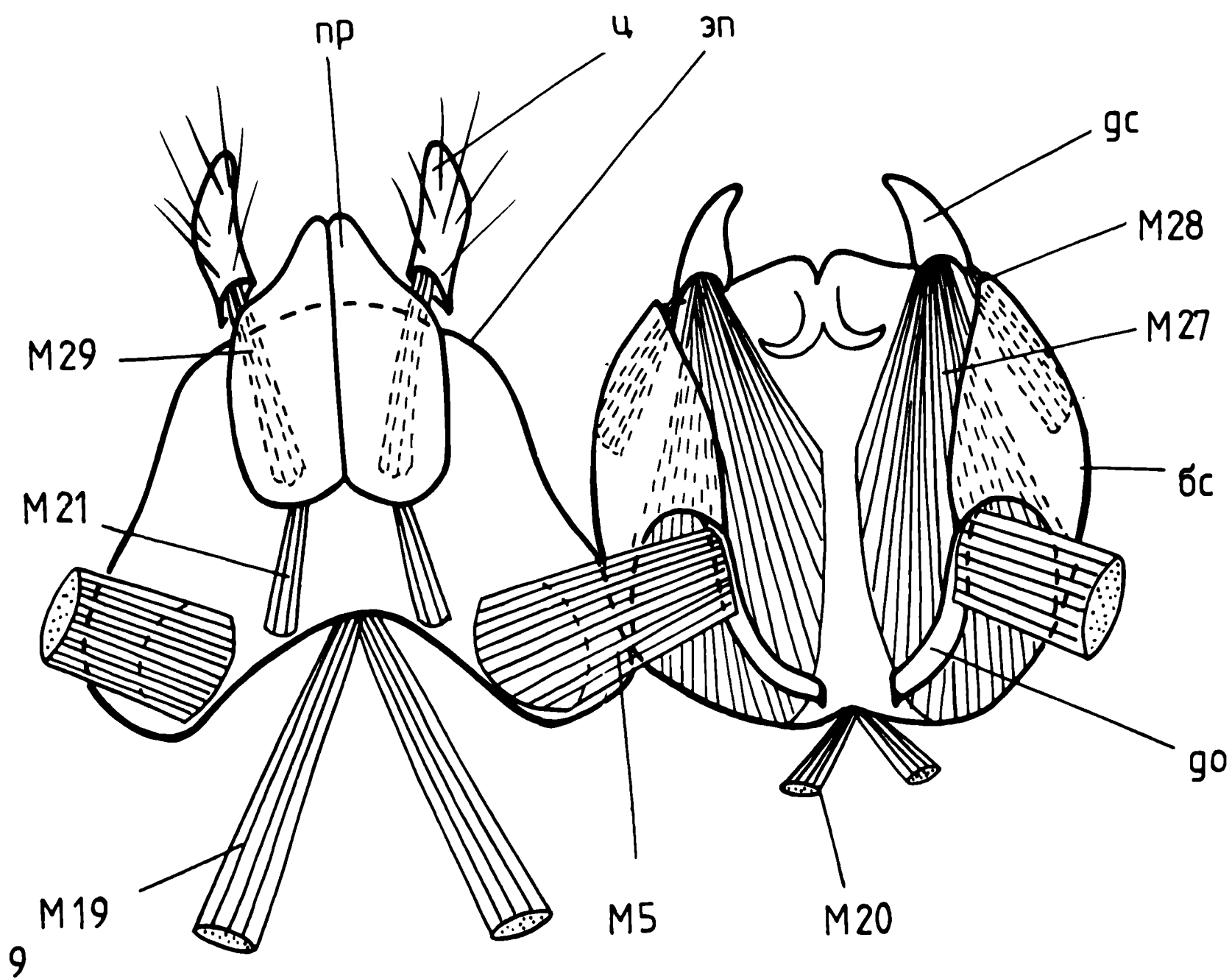
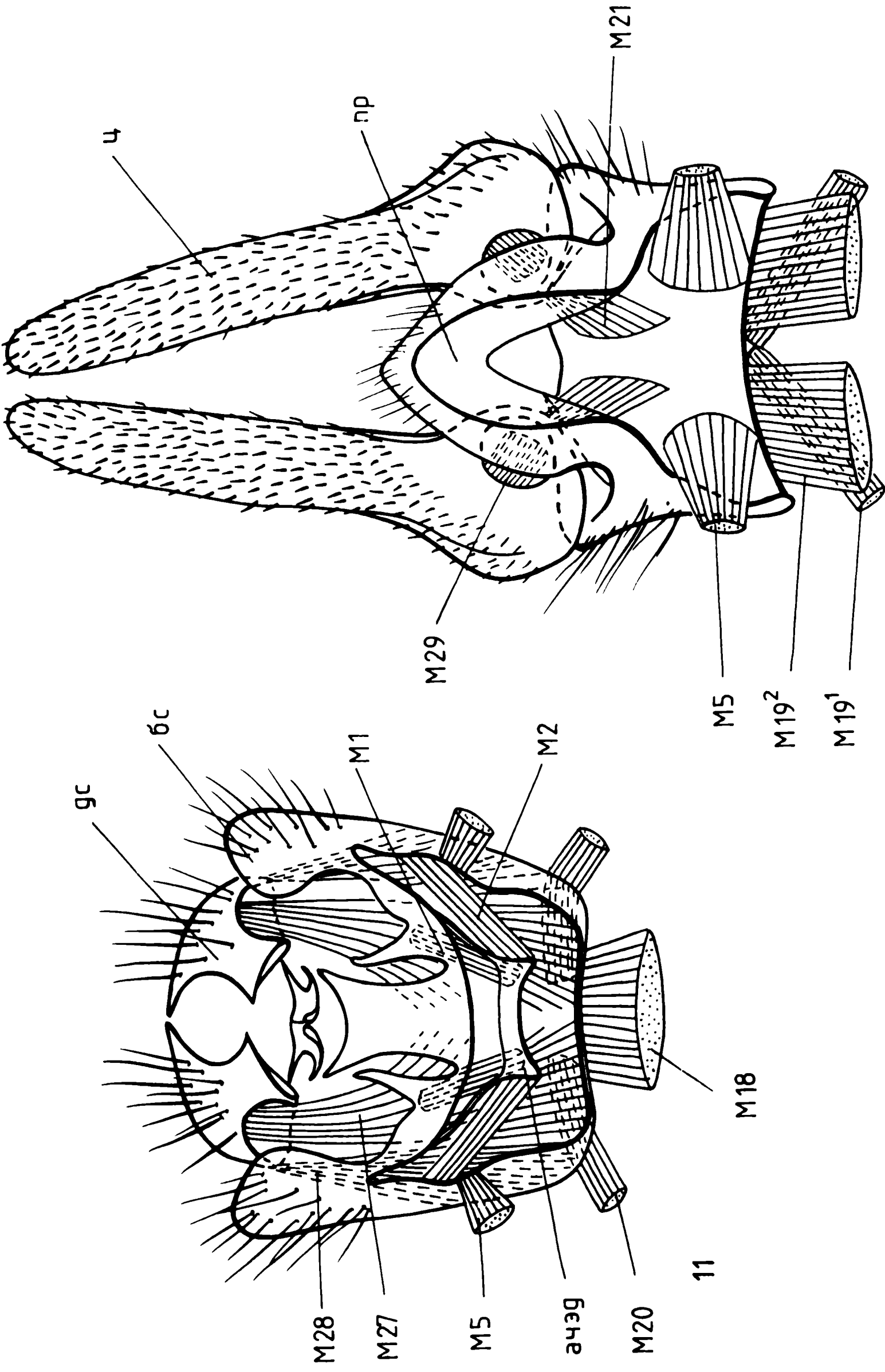


Рис. 9-- 10. *Chloromyia formosa* Scopoli (Stratiomyidae)
 9 дрий и гипандрий — эдегальный комплекс удален; 10 — гипандрий —
 удалены мышцы M1 и M2



12

Рис. 11—12. *Ptecticus tenebrifer* Walker (Stratiomyidae)

11 гипандрий; 12 эпандрий

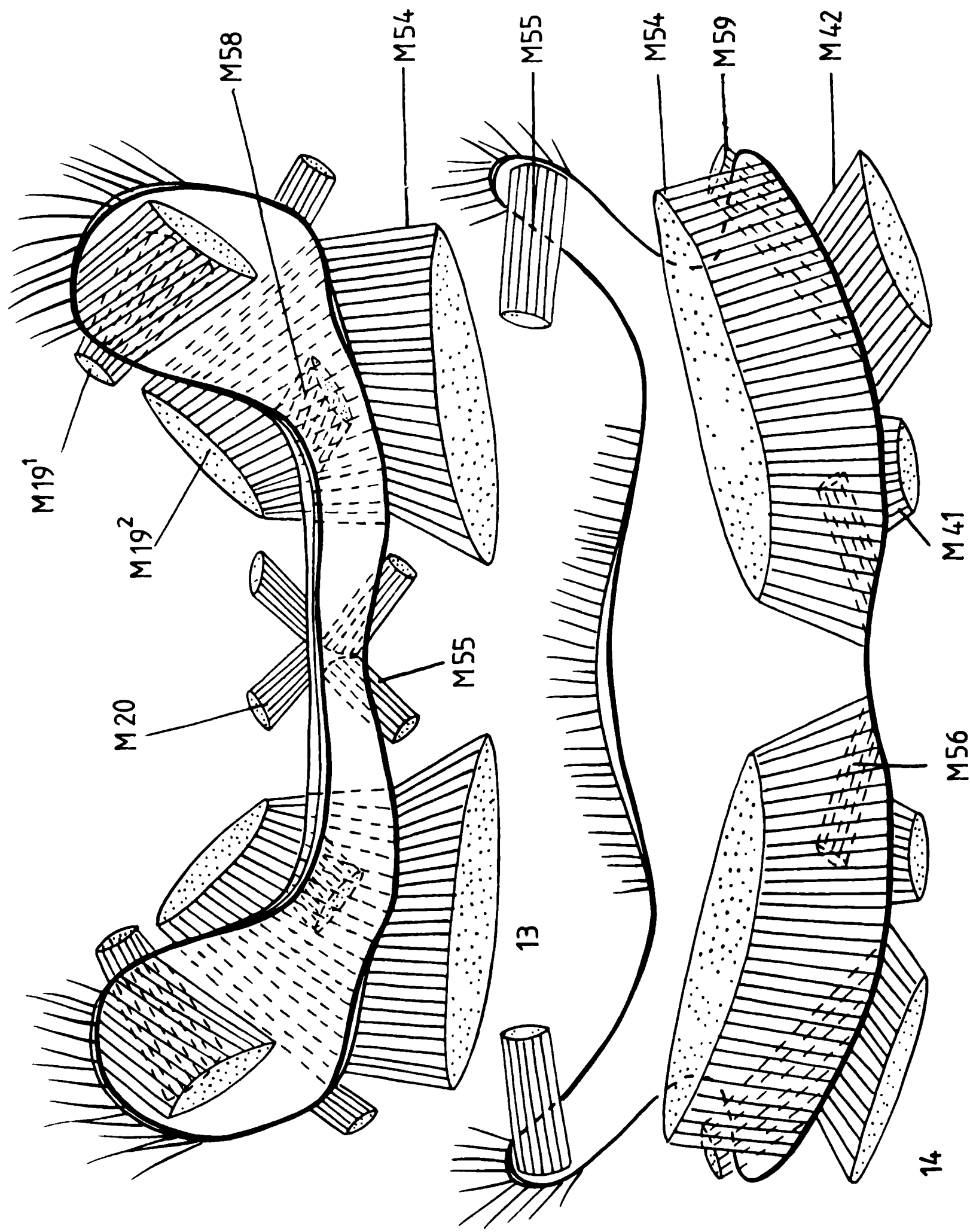


Рис. 13—14. *Plecticus tenebrifer* Walker (Stratiomyidae)
 13 VII тергит; 14 — VIII тергит

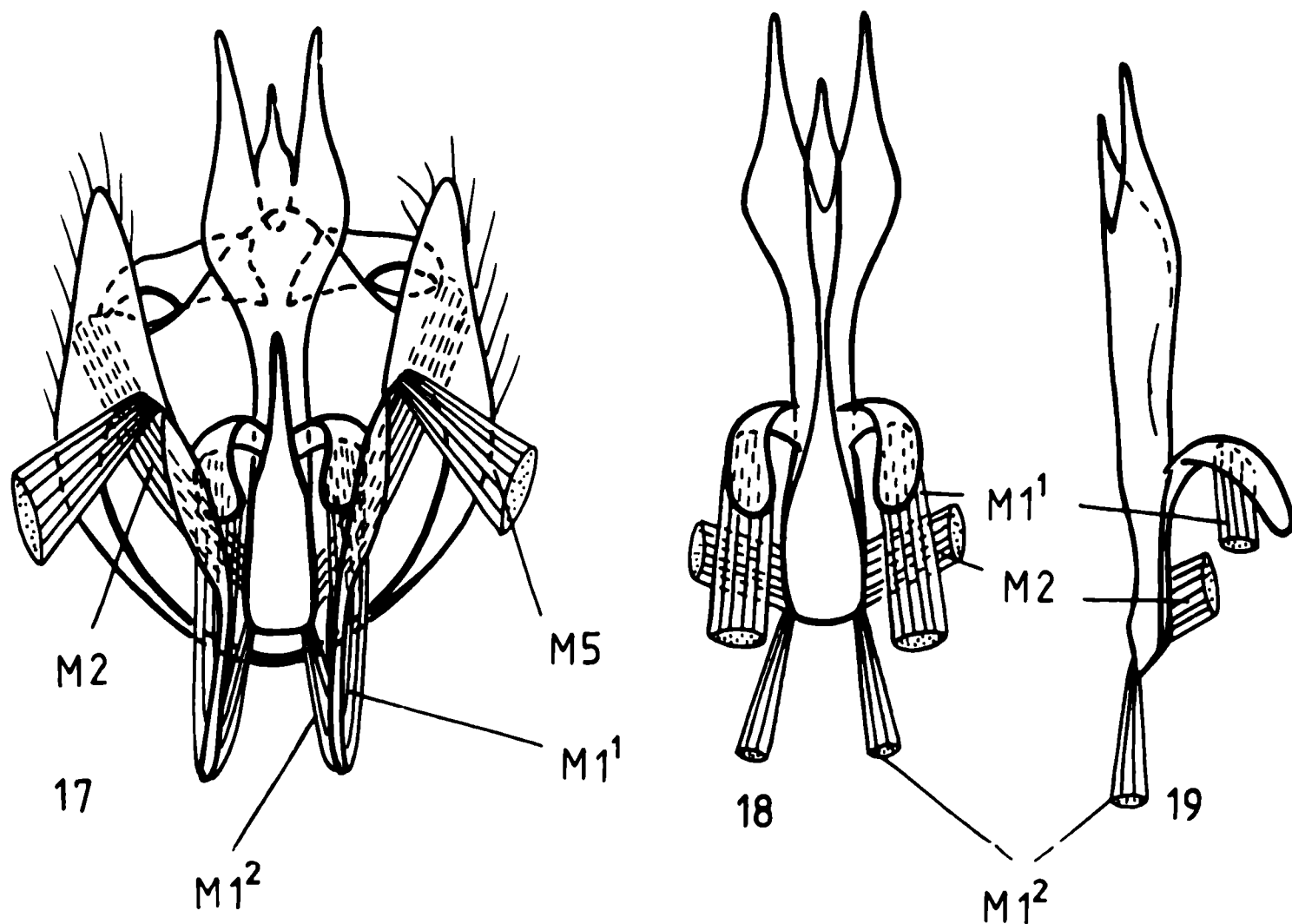
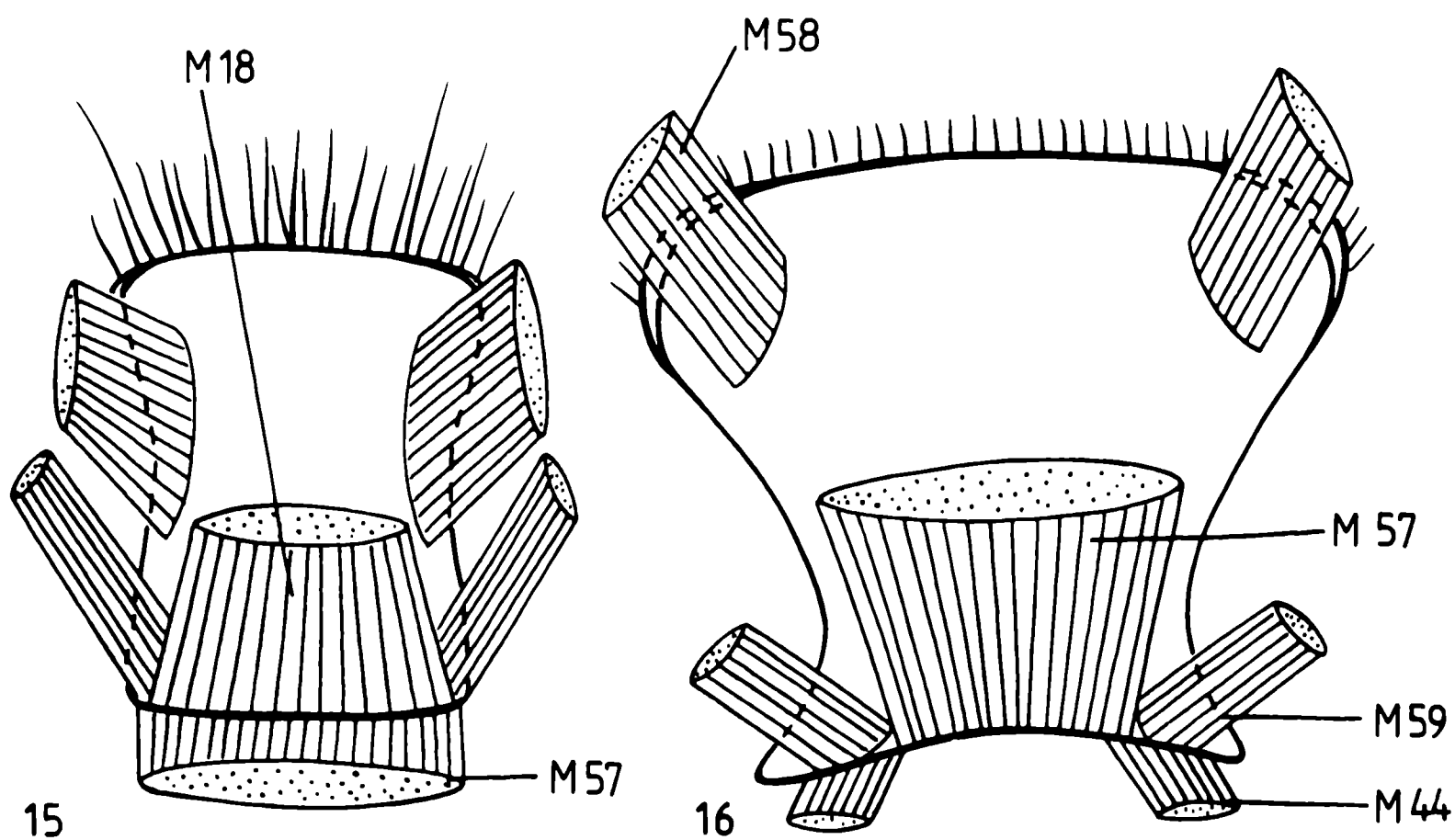


Рис. 15—19. 15 - 16 *Plecticus tenebrifer* Walker (Stratiomyidae)
 15 - VIII стернит; 16 VII стернит
 17—19 — *Stratiomys lugubris* Lw (Stratiomyidae): 17 — гипандрей; 18 —
 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны; 19 — эдегальный комплекс
 вид сбоку

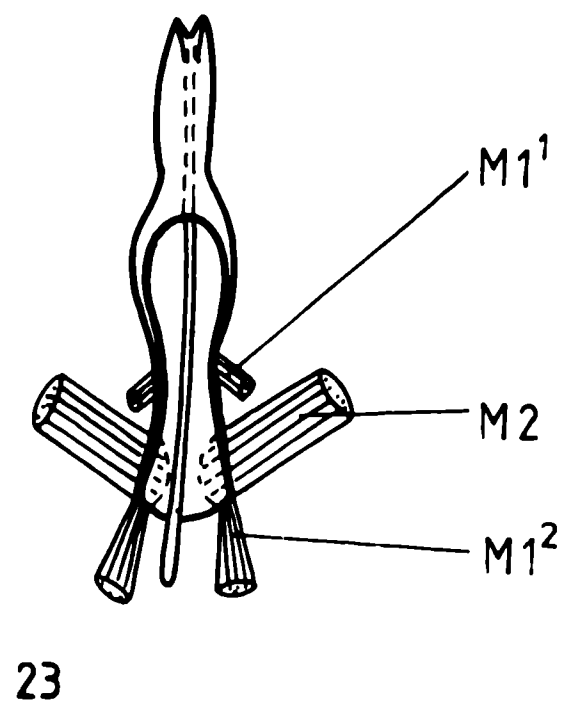
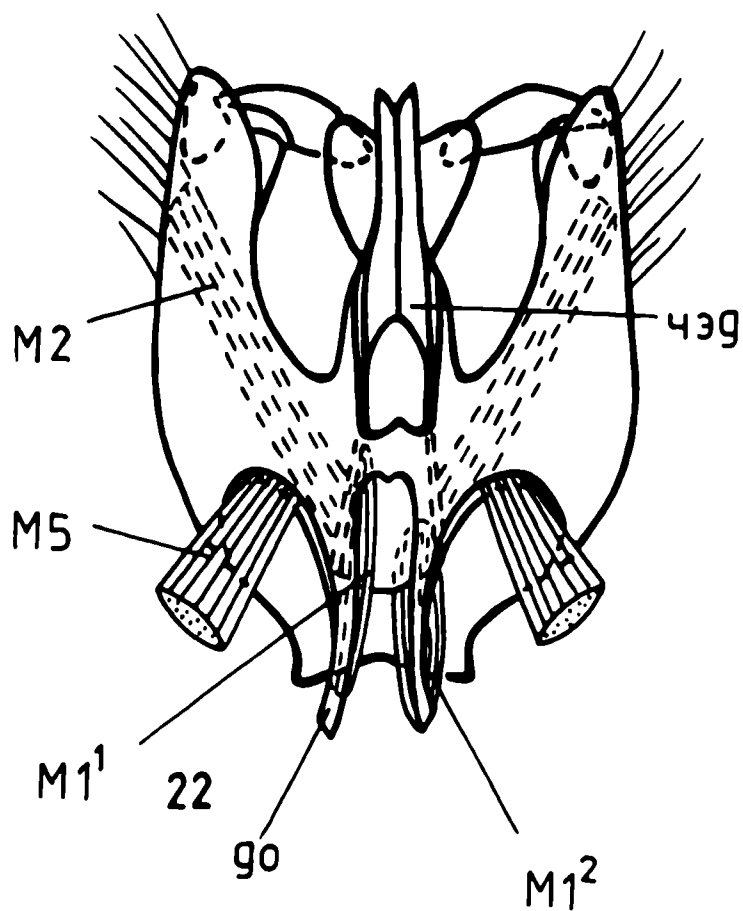
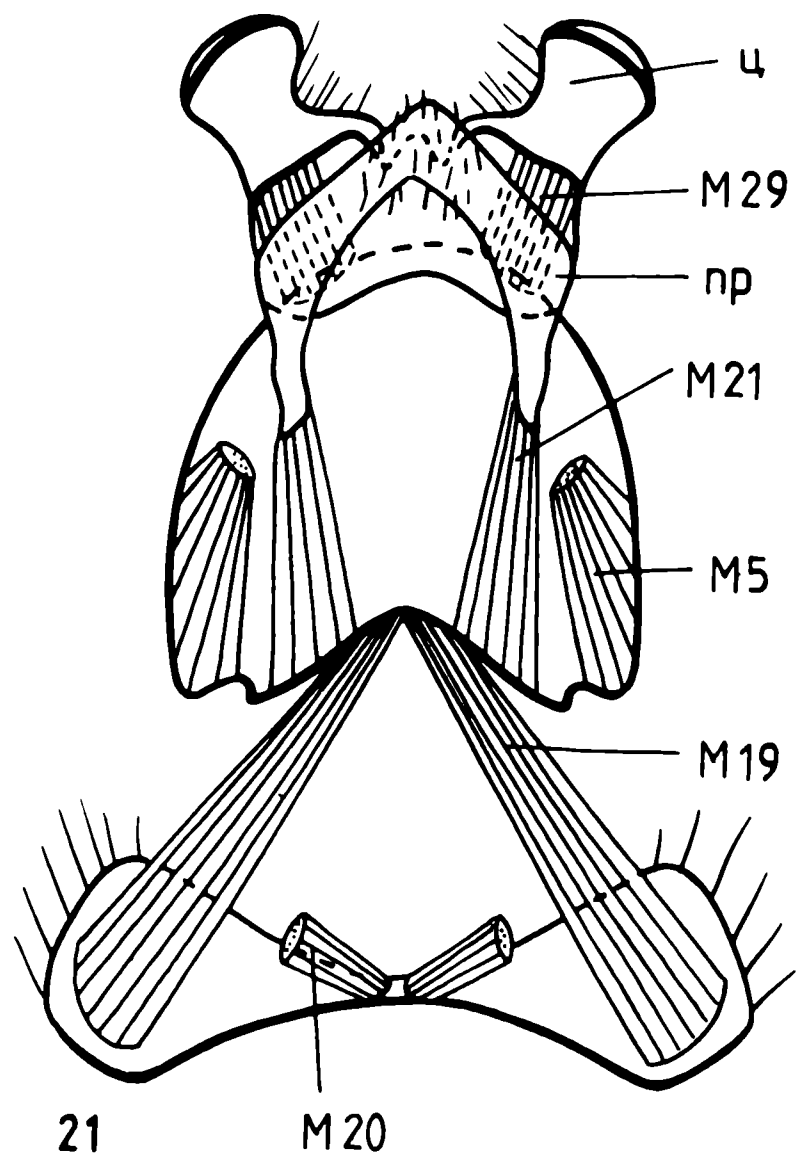
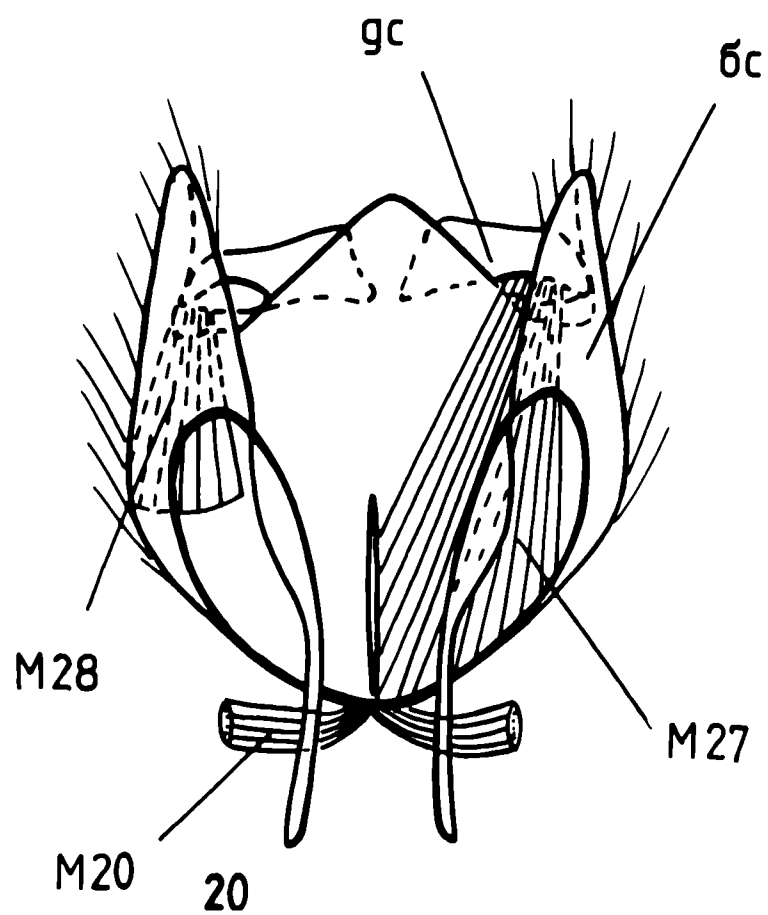
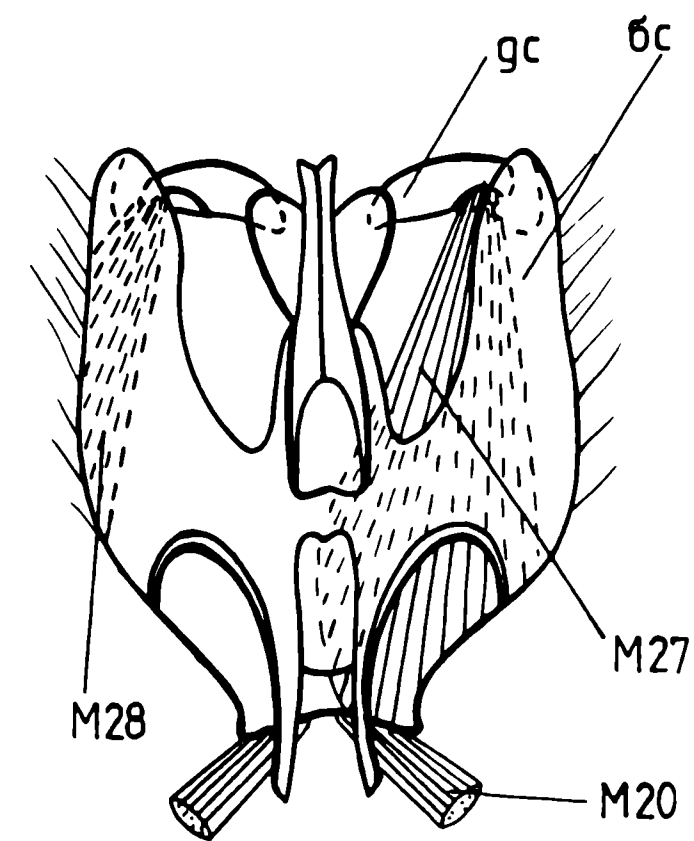
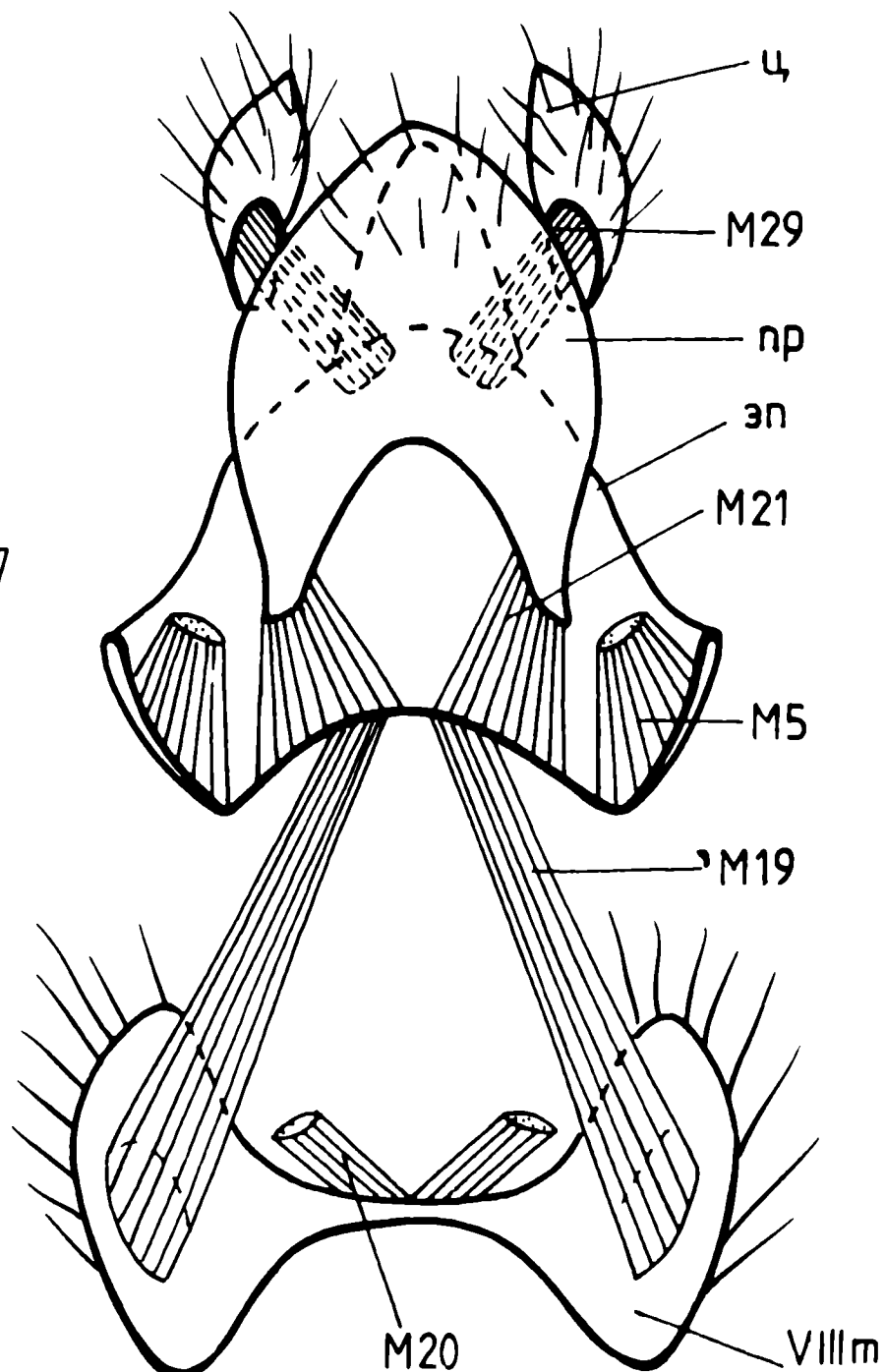


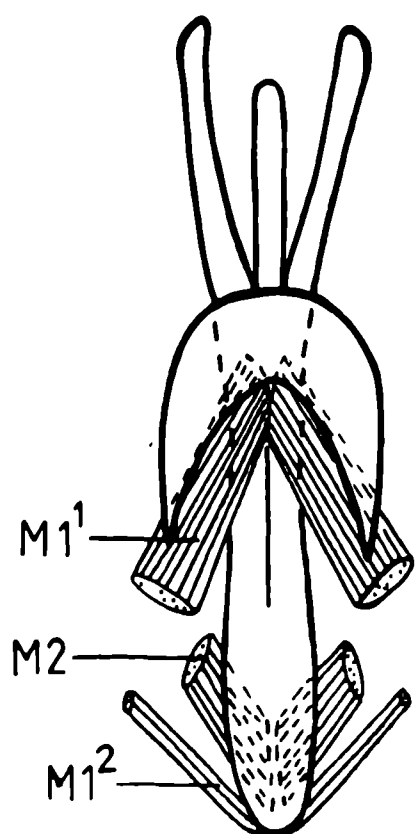
Рис. 20 — 23. 20 — 21 — *Stratiomys lugubris* Lw (Stratiomyidae)
 20 — гипандрій, эдегальный комплекс удален, слева удалена M27, справа — M28; 21 — эпандрій и VIII тергит
 22 — 23 — *Clitellaria bergeri* Pleske (Stratiomyidae) 22 — гипандрій, удалена M1², справа — M1¹. 23 — эдегальный комплекс



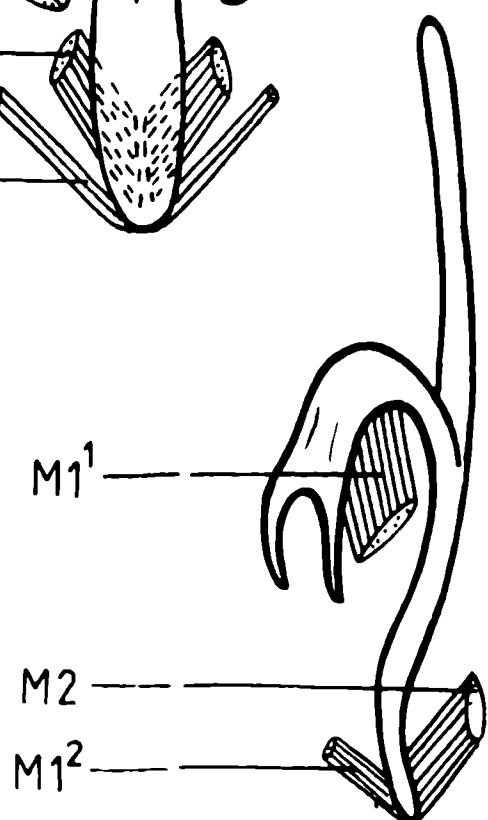
24



25



26



27

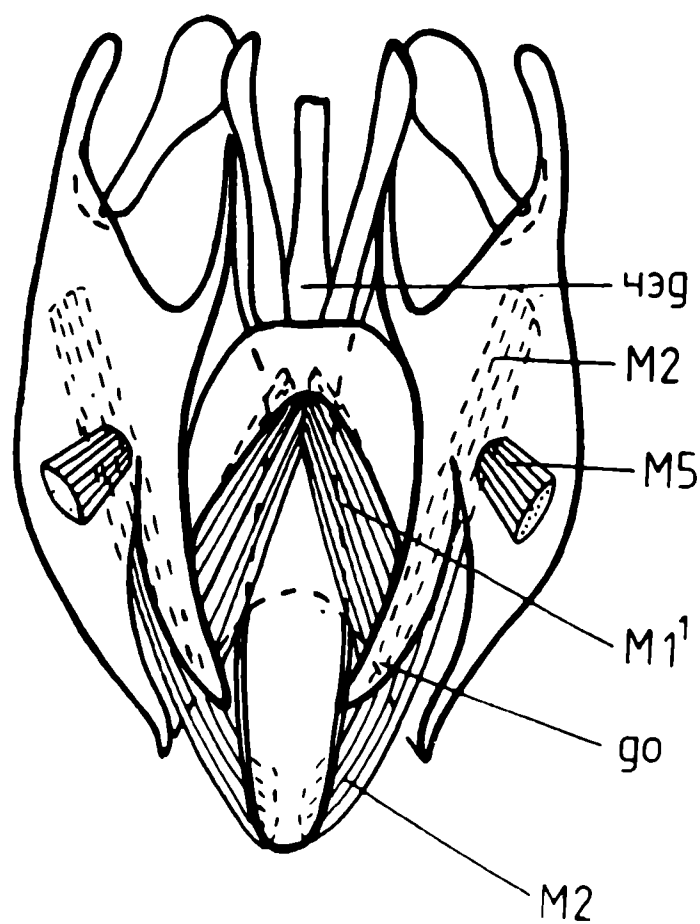
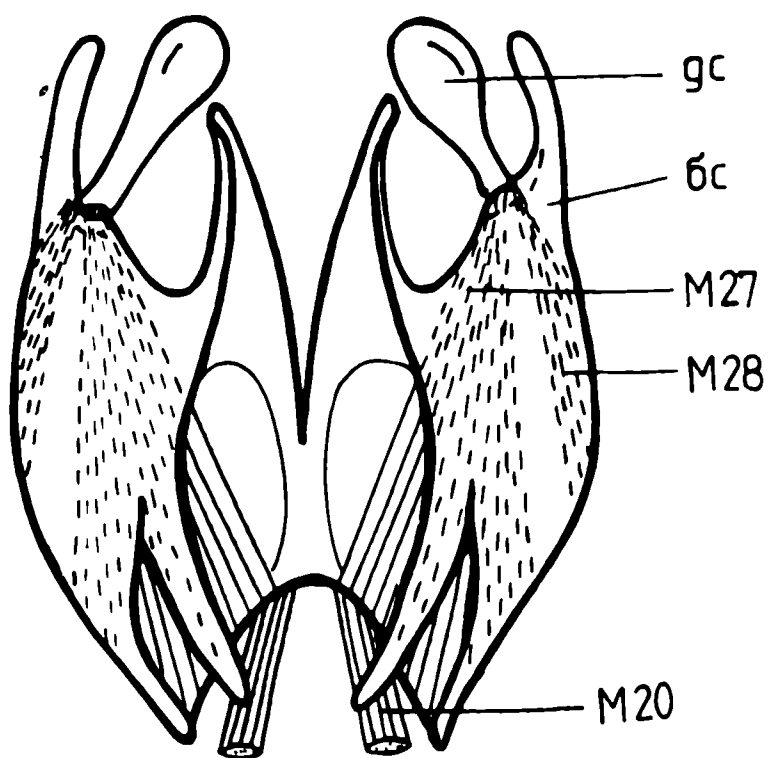
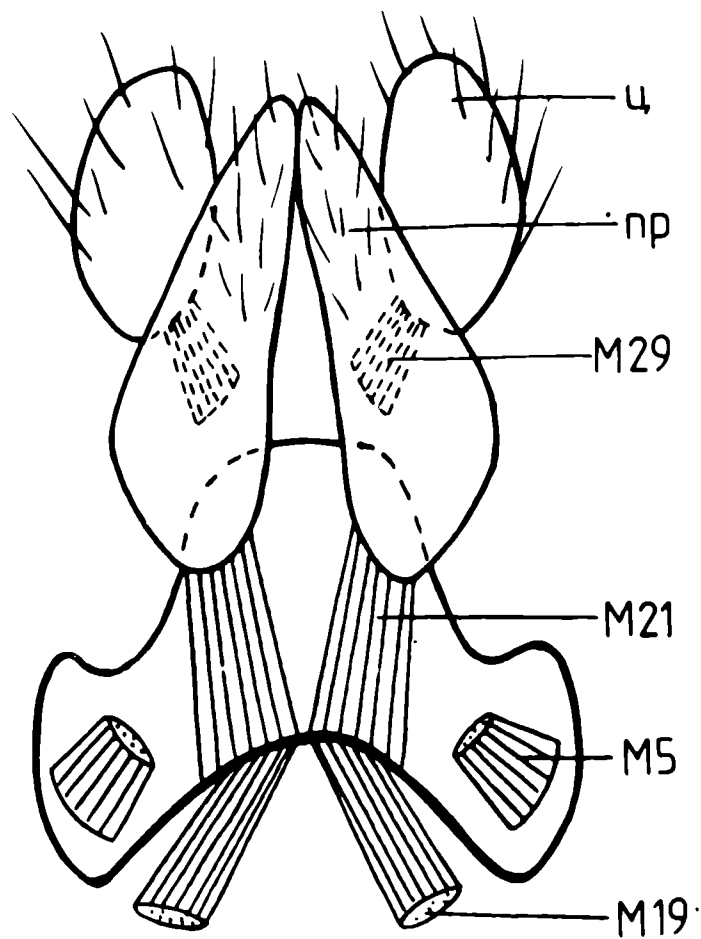


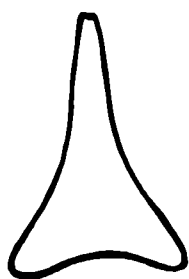
Рис. 24 28. 24 25 *Clitellaria bergeri* Pleske (Stratiomyidae)
 24 гинандрий, мышцы эдегального комплекса удалены, слева удалена
 M27 справа M28; 25 эинандрий и VIII тергит
 26 28 *Nemotelus obscuripes* Lw (Stratiomyidae) 26 эдегальный
 вид с дорсальной стороны; 27 эдегальный комплексе вид
 28 гинандрий



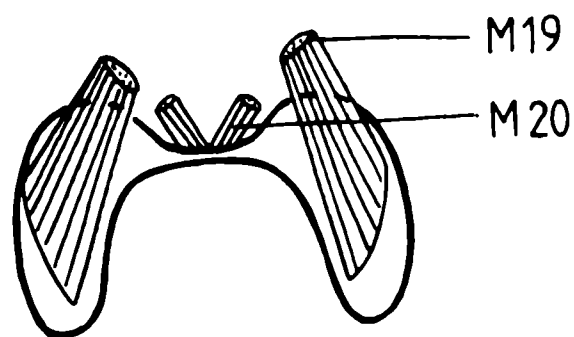
29



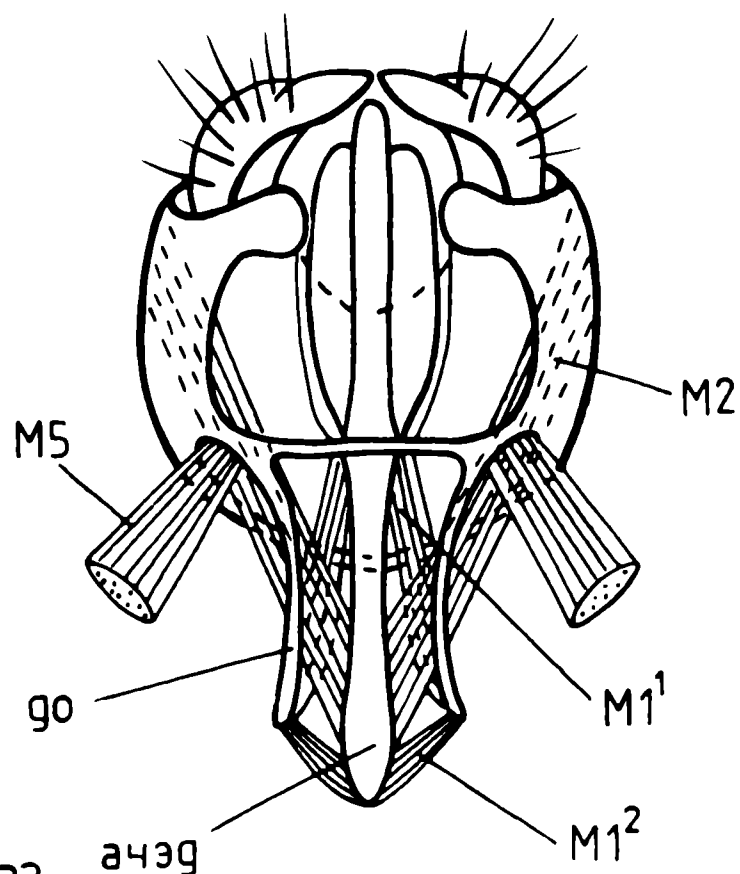
30



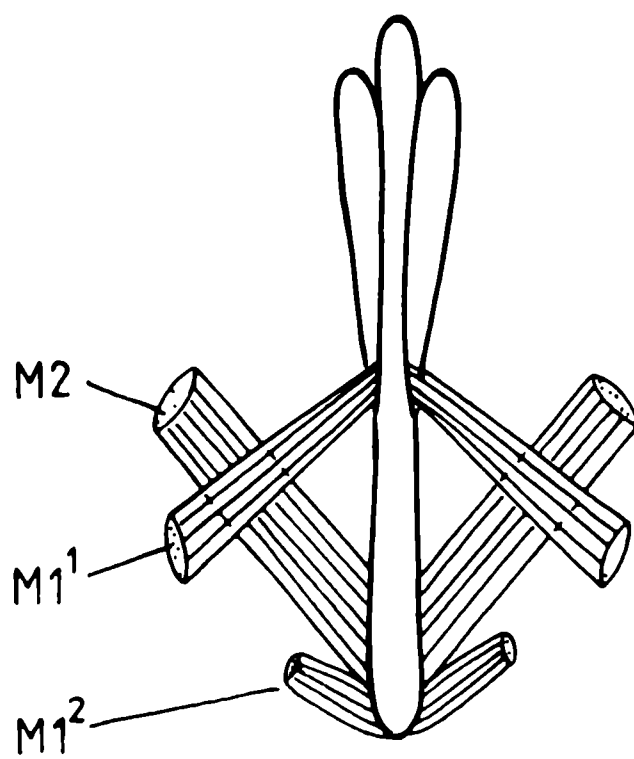
31



32



33



34

Рис. 29 31. 29 32 *Vemotelus obscuripes* Lw (Stratiomyidae)
 29 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 30 — эпандрій; 31 — VIII стернит;
 32 — VIII тергит
 33 34 *Pachygaster atra* Panzer (Stratiomyidae) 33 — гипандрій 34 — эдегальный комплекс

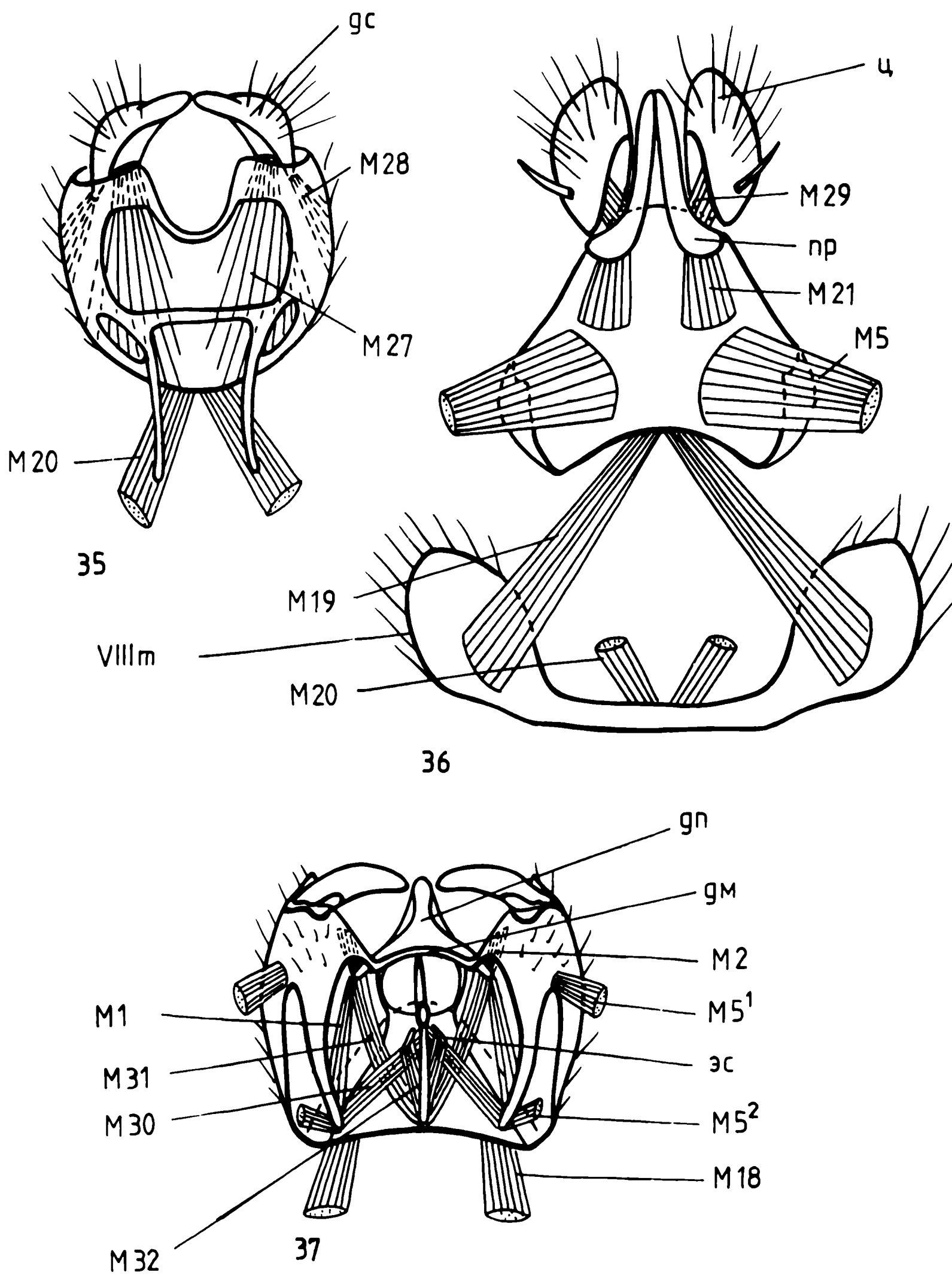


Рис 35—37 35-- 36 *Pachygaster atra* Panzer (Stratiomyidae)
 35 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 36 — эпандрій и VIII тергит
 37 — *Rhagio montanus* Beck. (Rhagionidae) Гипандрій

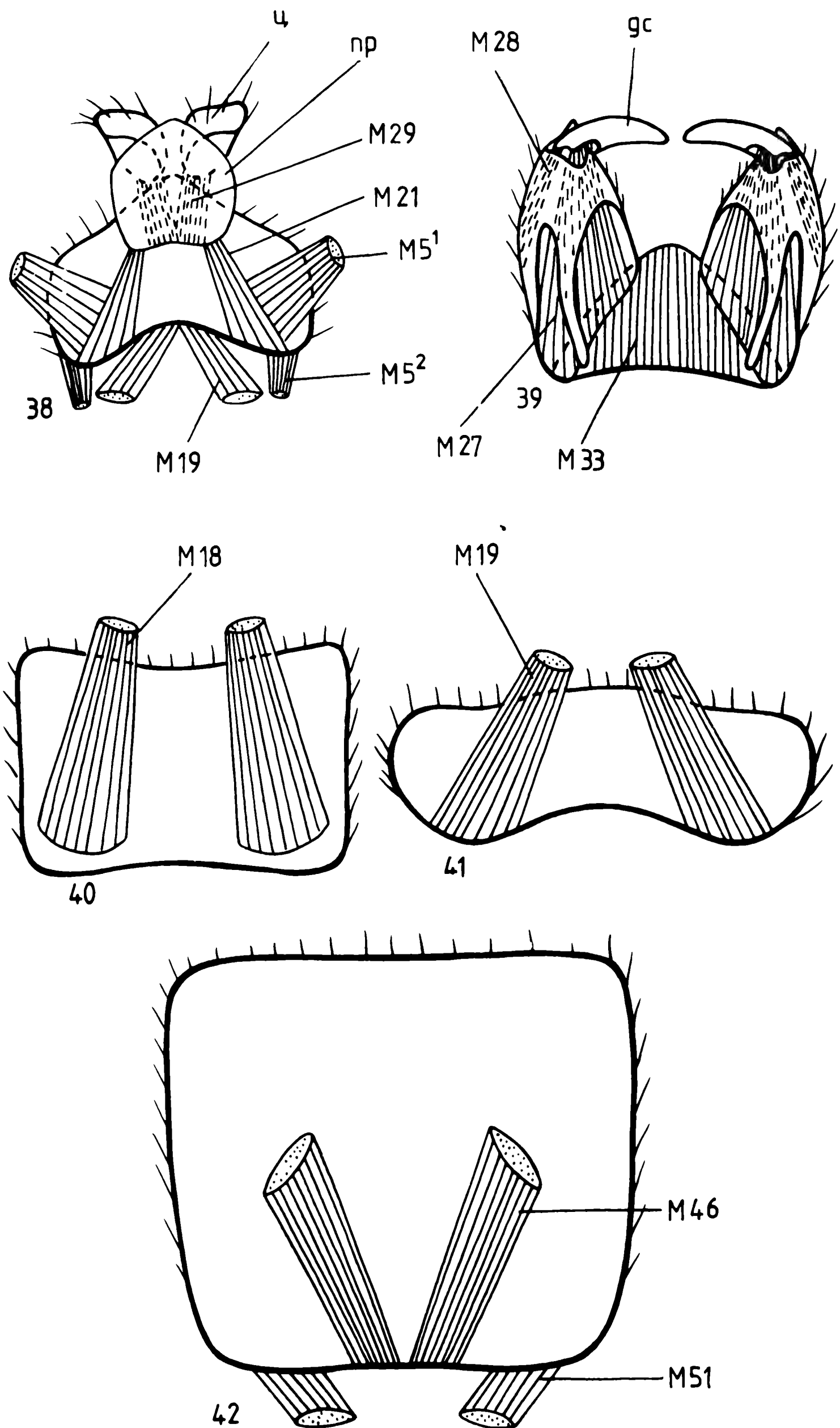


Рис. 38—42. *Rhagio montanus* Beck. (Rhagionidae)
 38 — эпандрий; 39 — гипандрий, эдегальный комплекс удален; 40 —
 VIII стернит; 41 — VIII тергит; 42 — V стернит

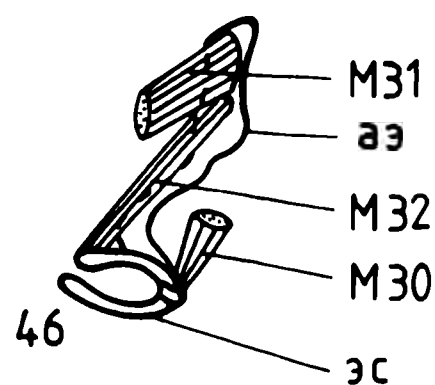
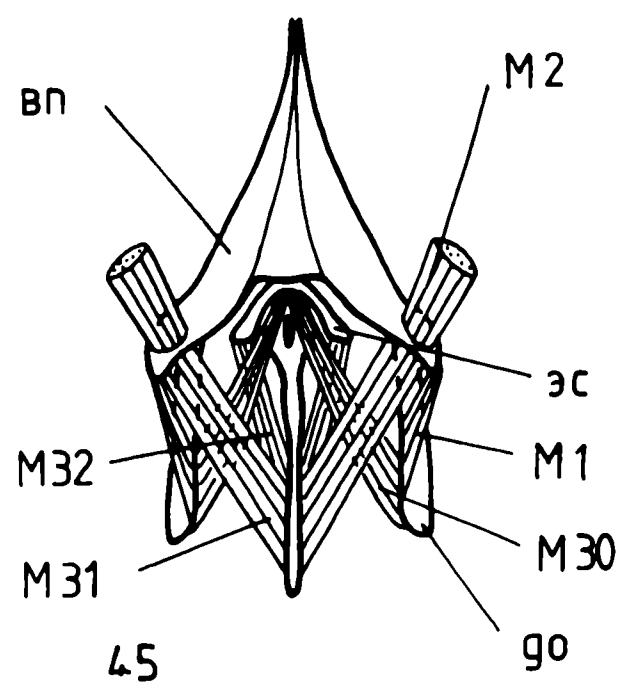
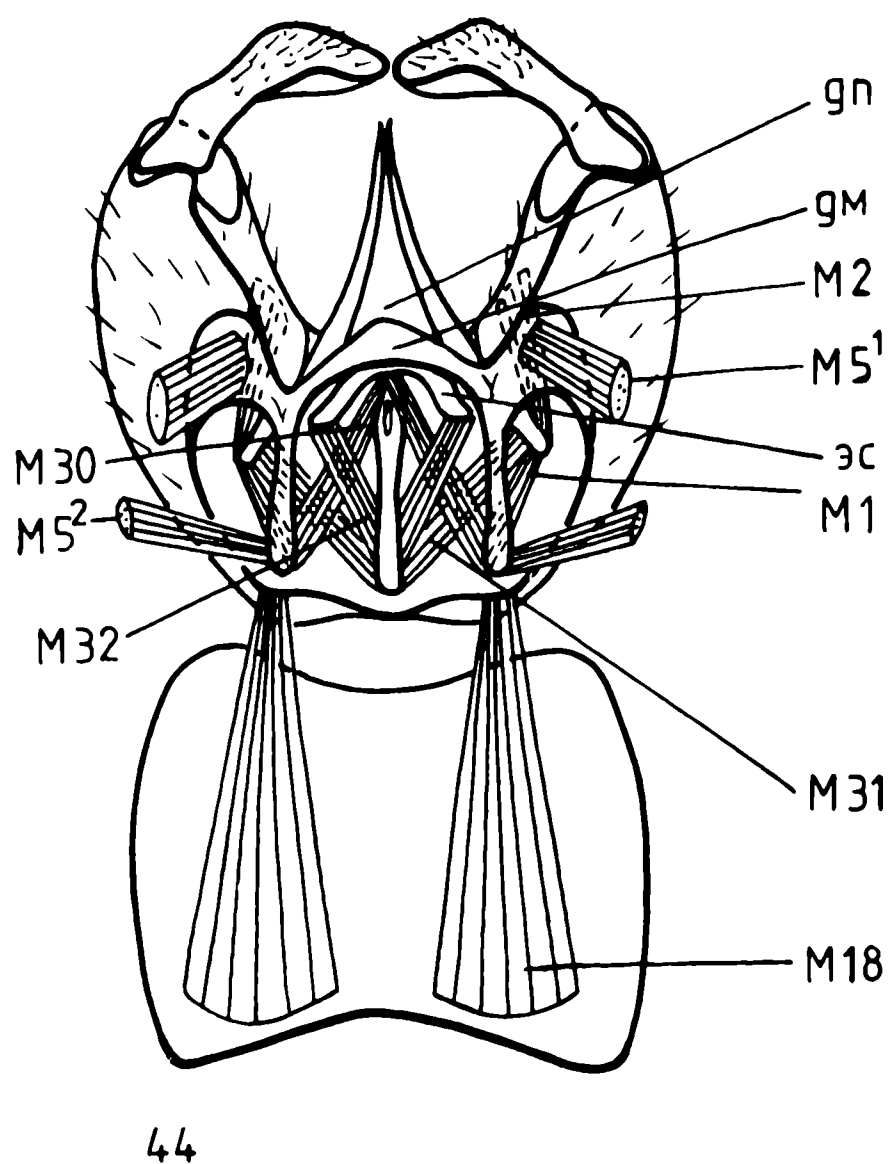
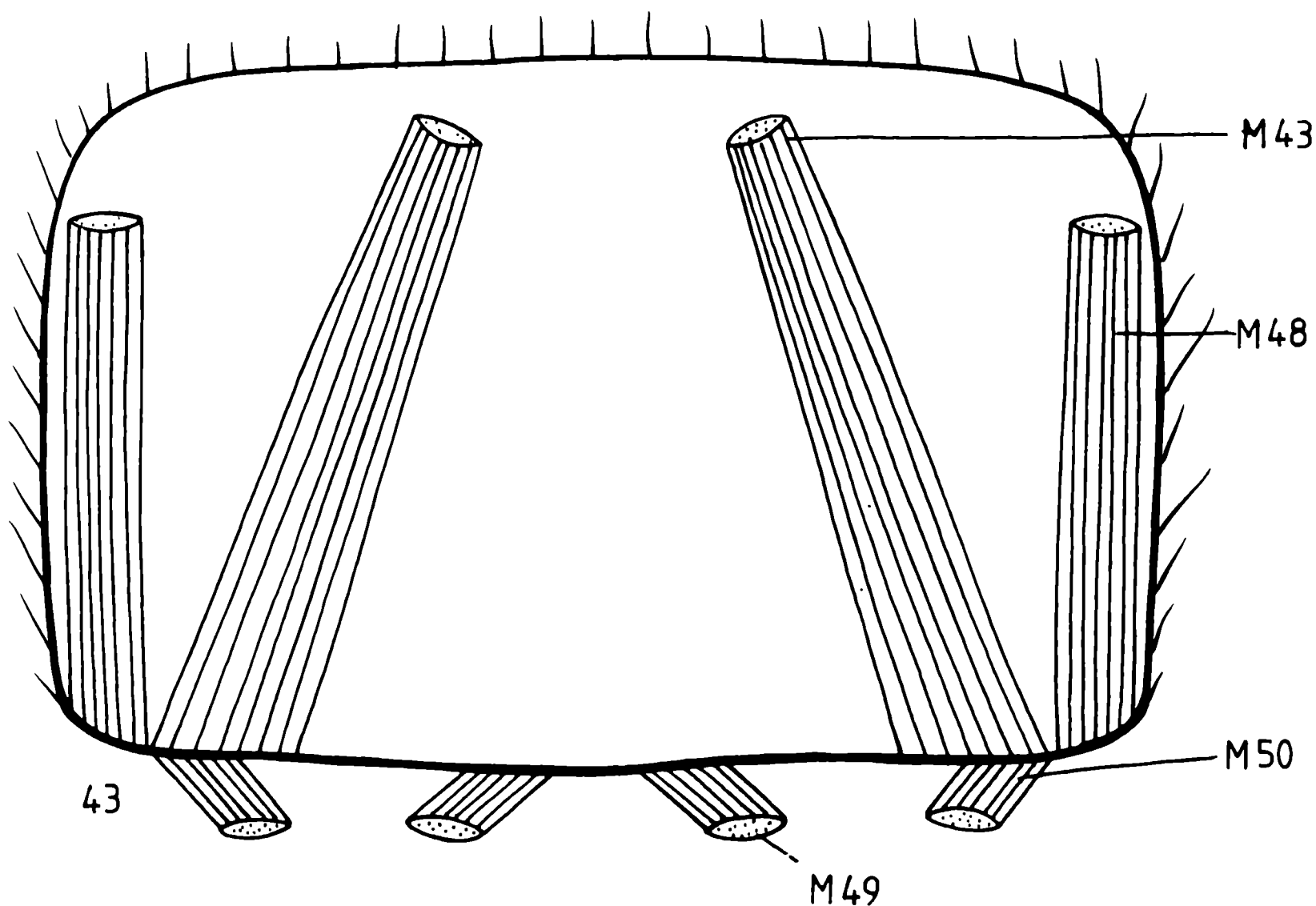


Рис. 43—46. 43 *Rhagio montanus* Beck. (Rhagionidae) V тергит;
44—46 *Chrysopilus dives* Lw (Rhagionidae) 44 гипандрей и VIII стернит;
45 эдегальный комплекс вид с вентральной стороны; 46 эдегальный комплекс, вид сбоку

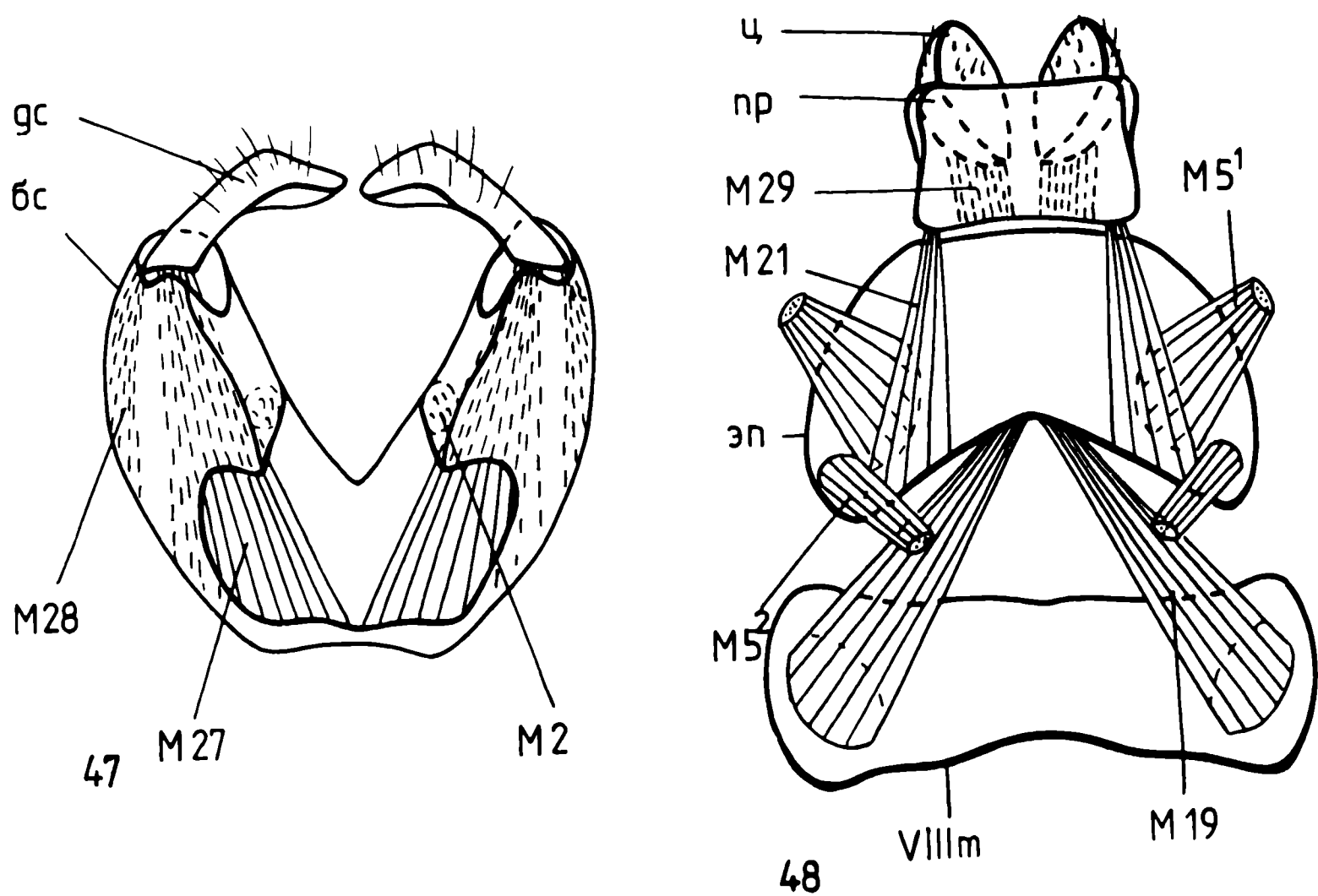


Рис. 47-49. 47-48 *Chrysopilus dives* Lw (Rhagionidae)
 47 гипандрій, эдегальный комплекс и дорсальные отростки базистилей удалены; 48 эпандрій и VIII тергит
 49 *Anacanthaspis bifasciata* Röd. (Coenomyiidae) Гипандрій, эдегальный комплекс и дорсальные отростки базистилей удалены

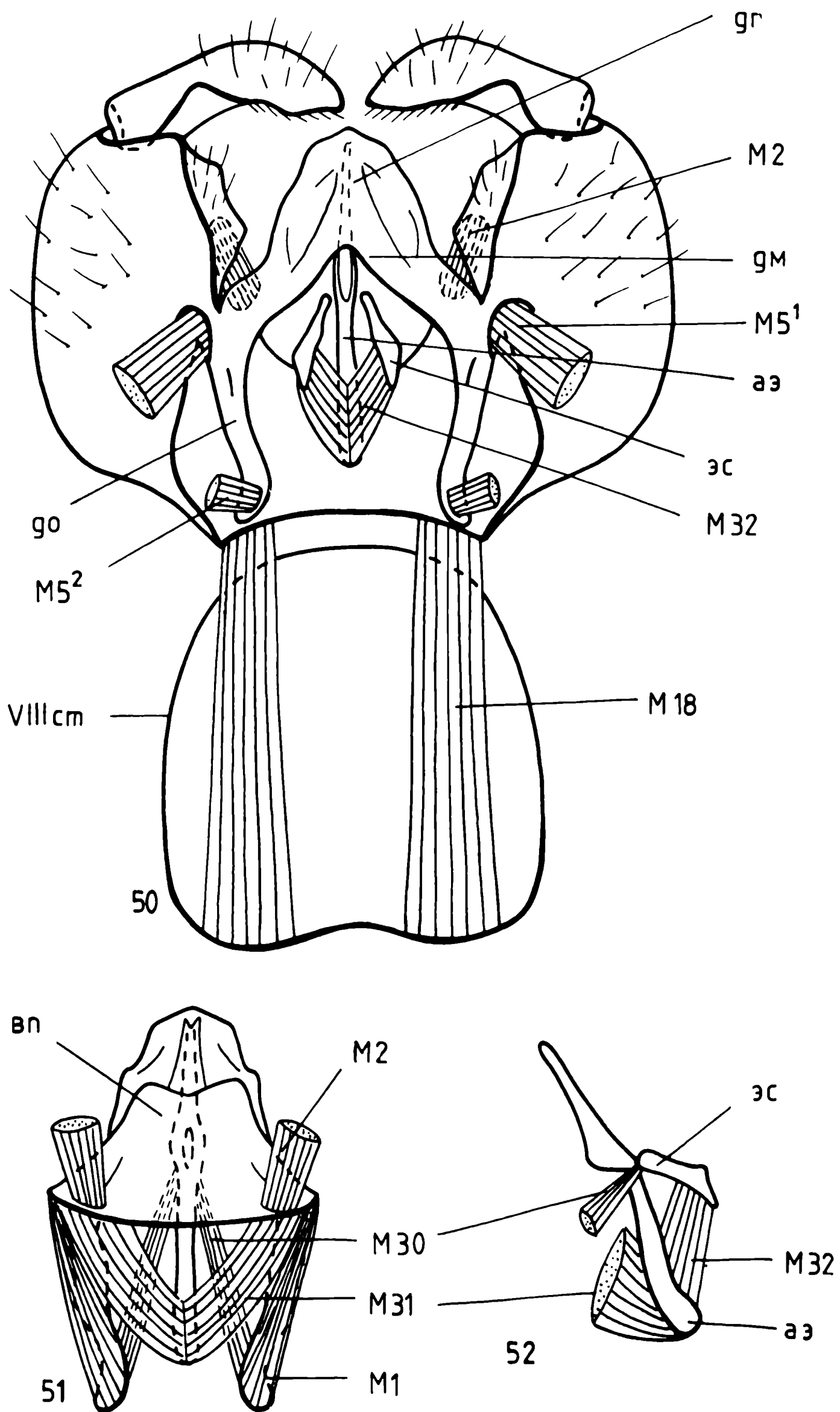


Рис. 50—52. *Anacanthaspis bifasciata* Röd. (Coenomyiidae):
 50 — гнандрий и VIII стернит; 51 — эдегальный комплекс, вид с вентраль-
 ной стороны; 52 — эдегальный комплекс, вид сбоку

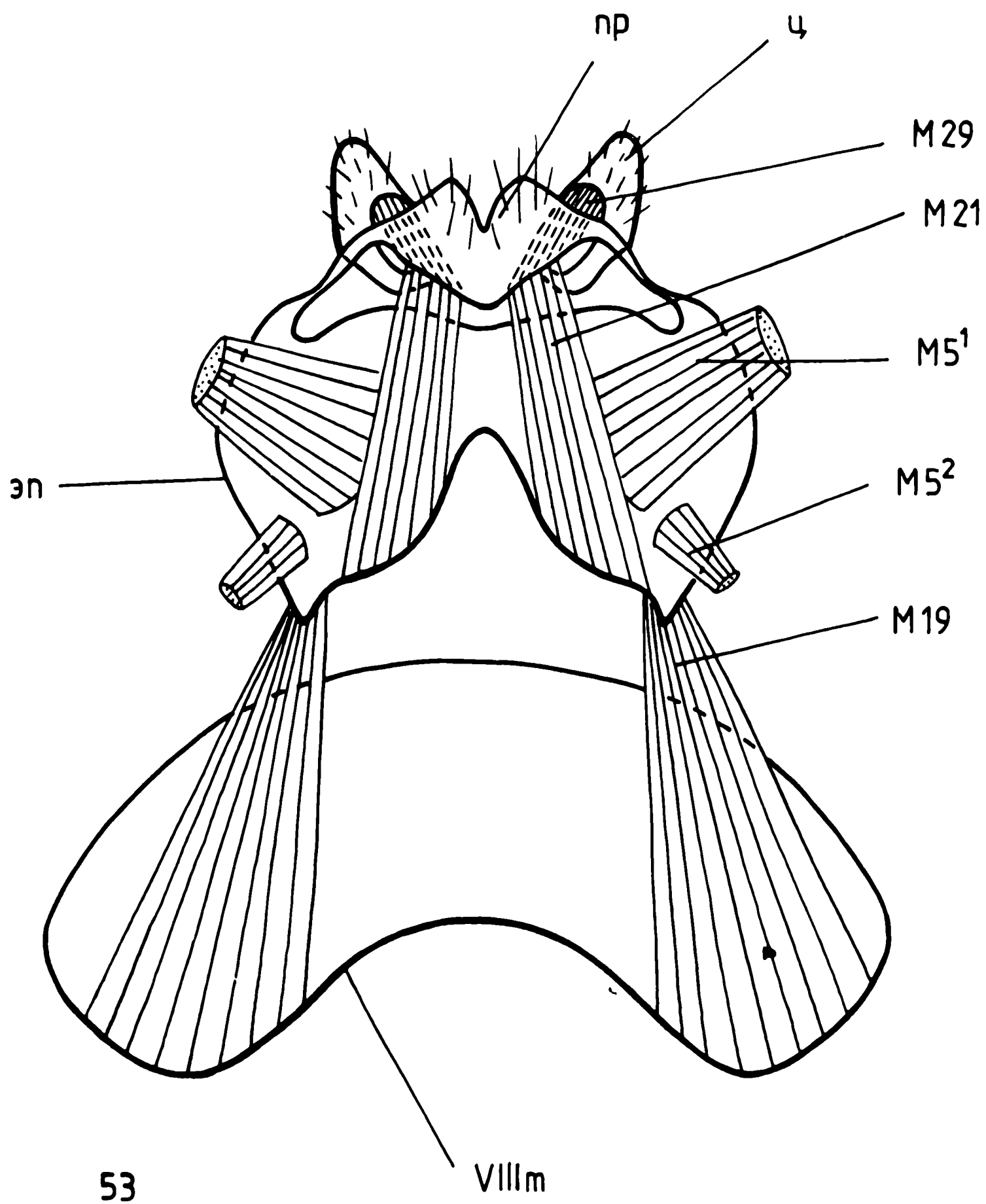


Рис. 53. *Anacanthaspis bifasciata* Röd (Coenomyiidae) Эпандрий
VIII тергит

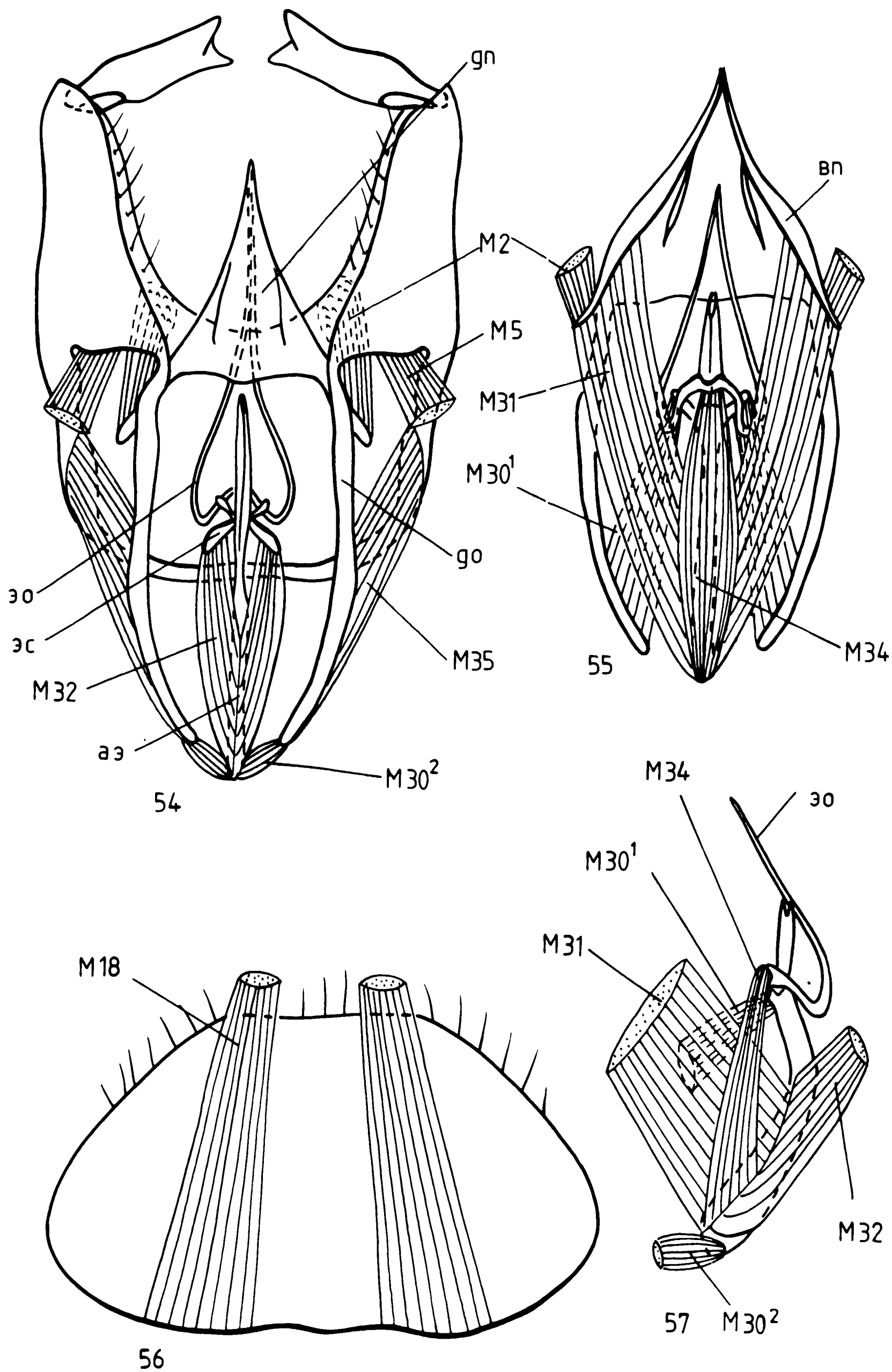


Рис. 54--57 *Tabanus autumnalis brunnescens* L. (Tabanidae)
 54 гипандрий; 55 эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 56
 VIII стернит; 57 эдегальный комплекс, вид сбоку

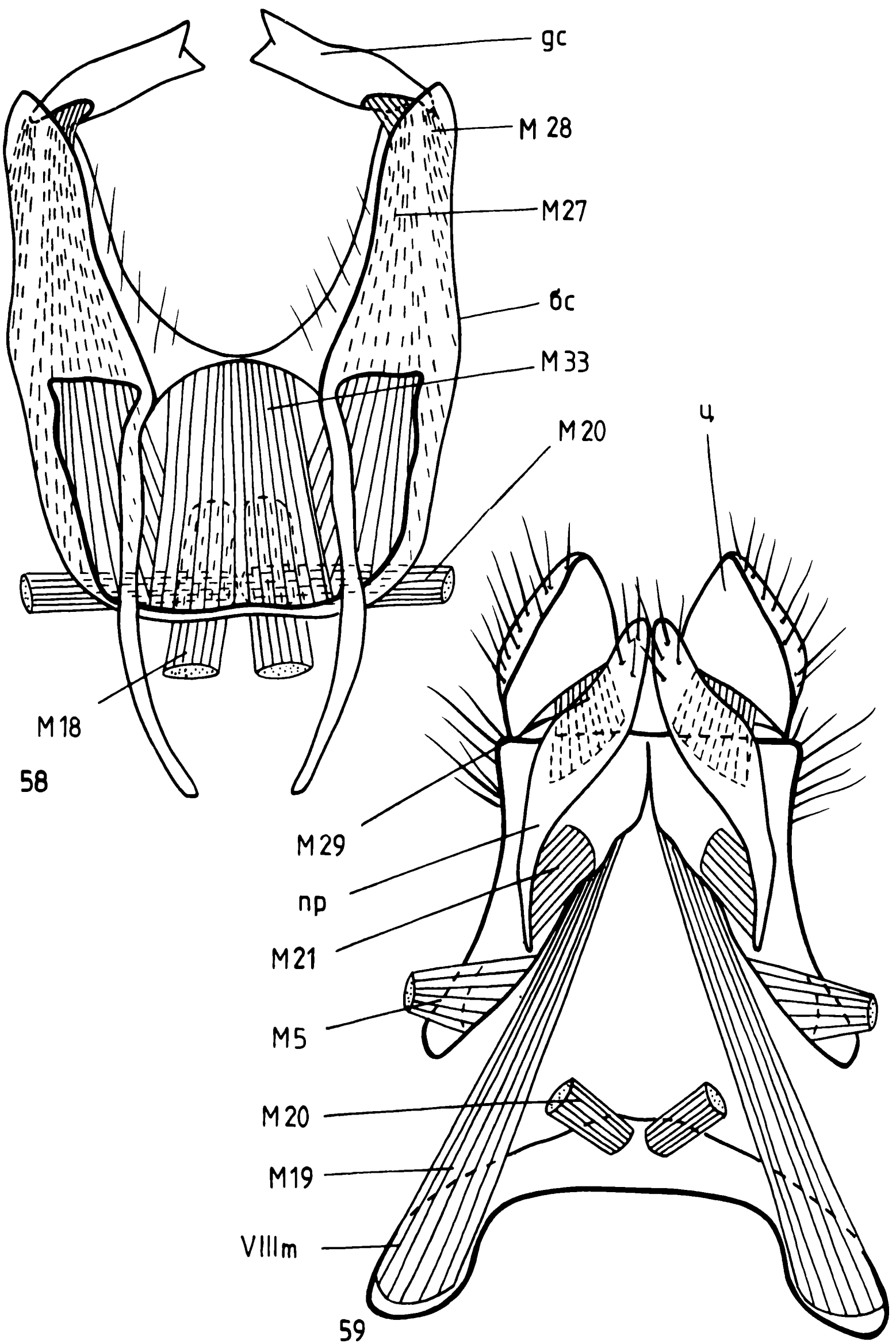


Рис. 58—59. *Tabanus autumnalis brunnescens* L. (Tabanidae)
 58 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 59 — эпандрій и VIII тергит

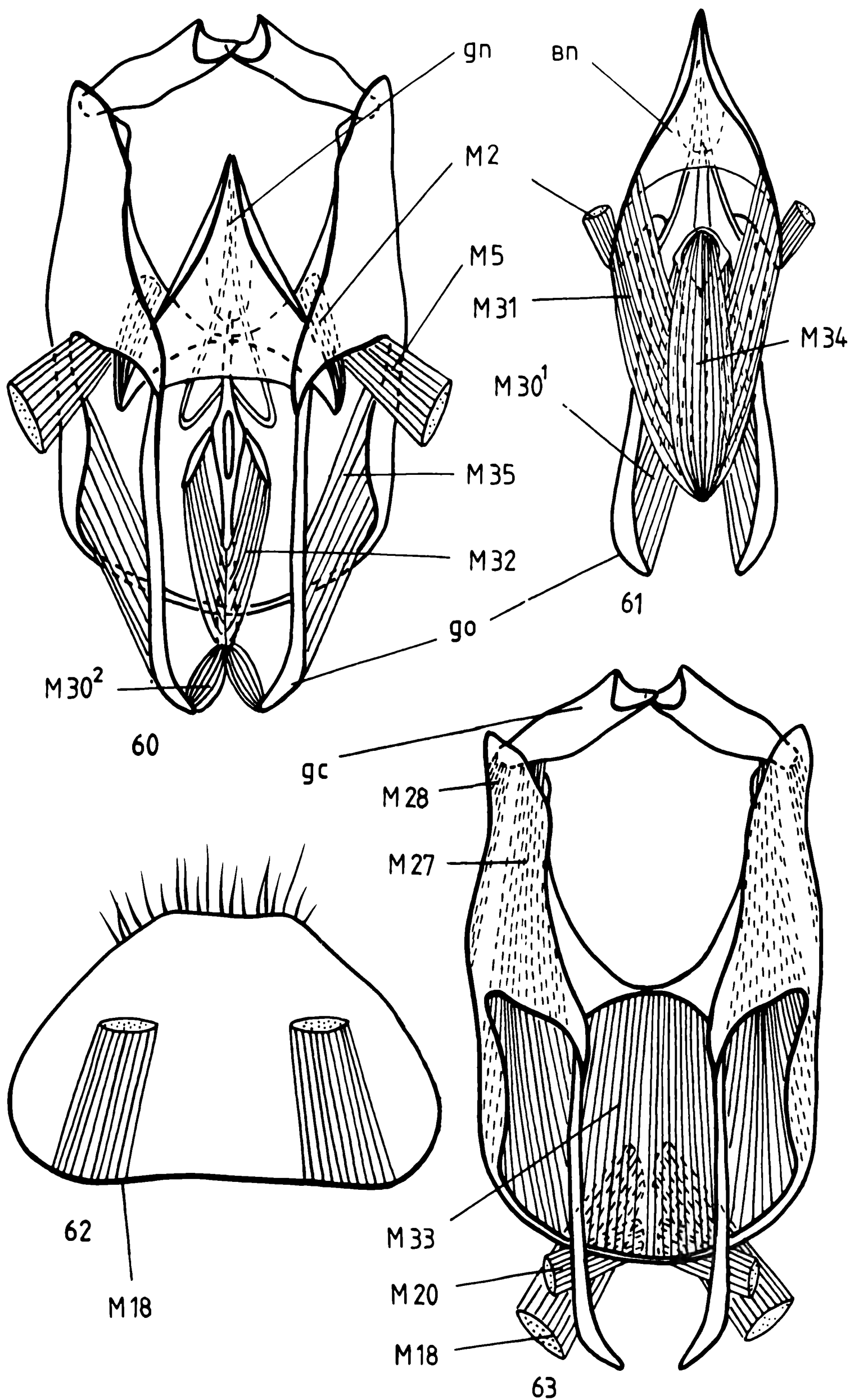


Рис. 60—63. *Hibomitra nigricornis* Zett. (Tabanidae):
 60 гипандрій; 61 эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны;
 62 VIII стернит; 63 гипандрій, эдегальный комплекс удален

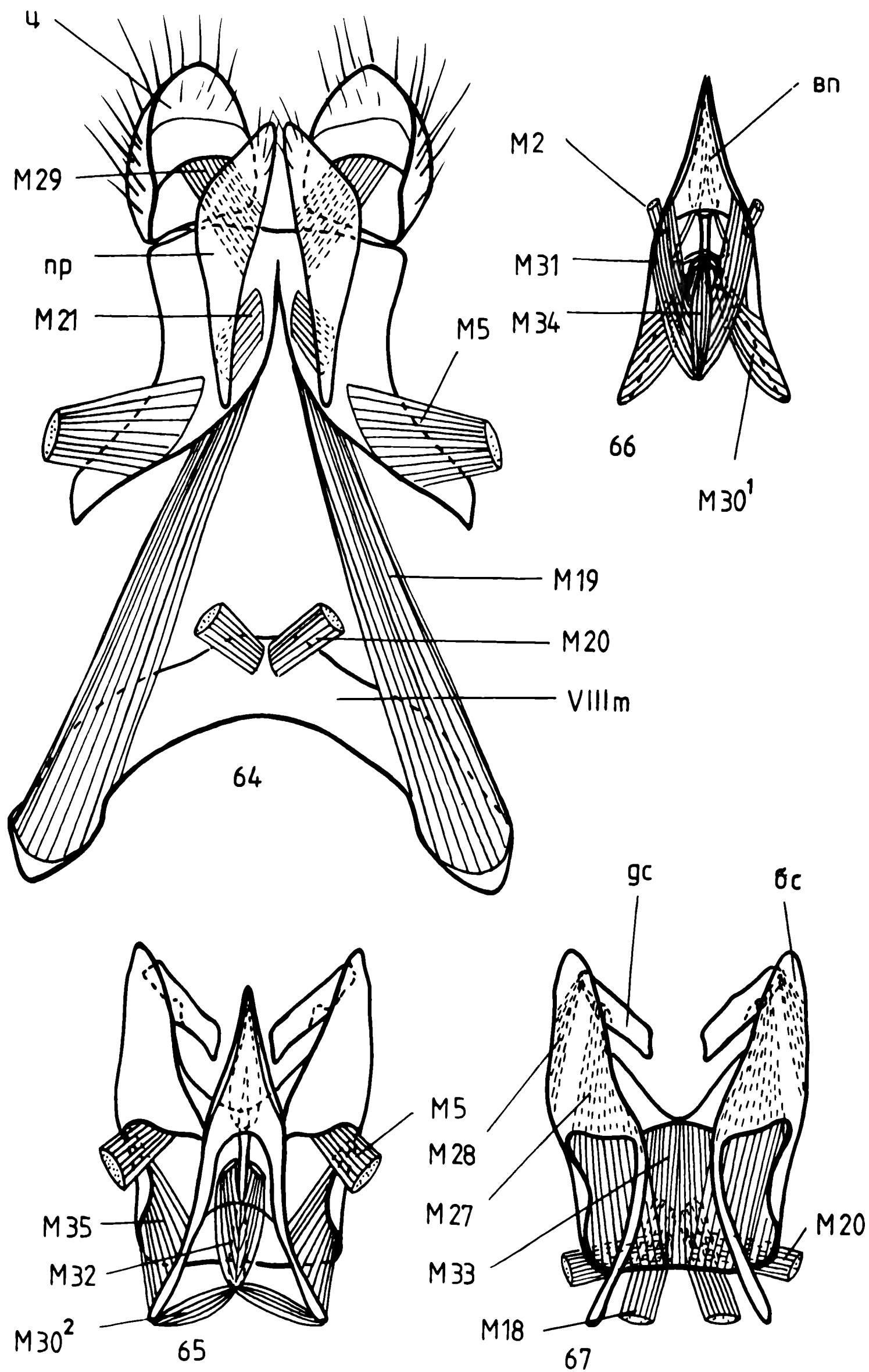


Рис. 64 67 64 *Hibomitra nigricornis* Zett. (Tabanidae) Эпандрий
VIII тергит

65 67 *Haematopota pluvialis* L. (Tabanidae) 65 гипандрий; 66
эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 67 гипандрий, эде-
гальный комплекс удален

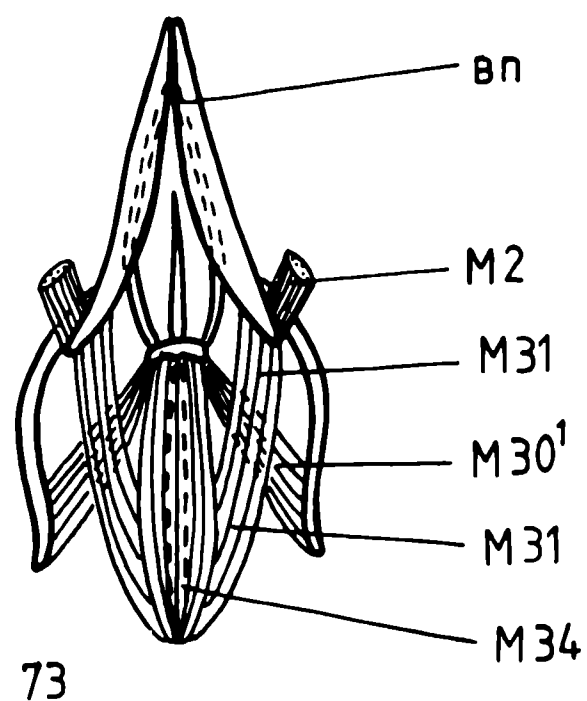
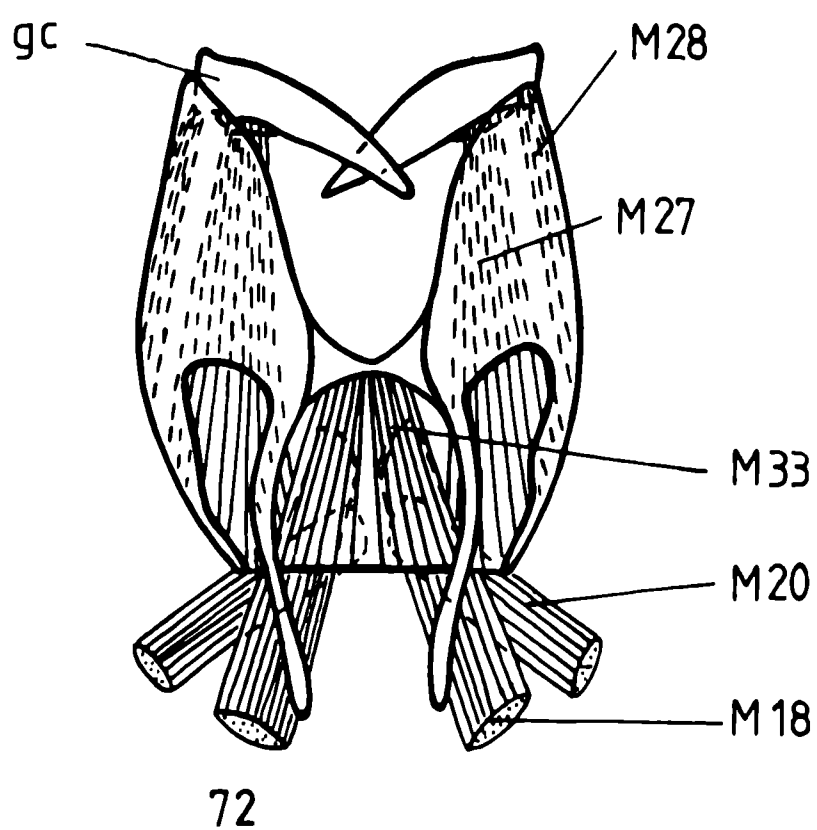
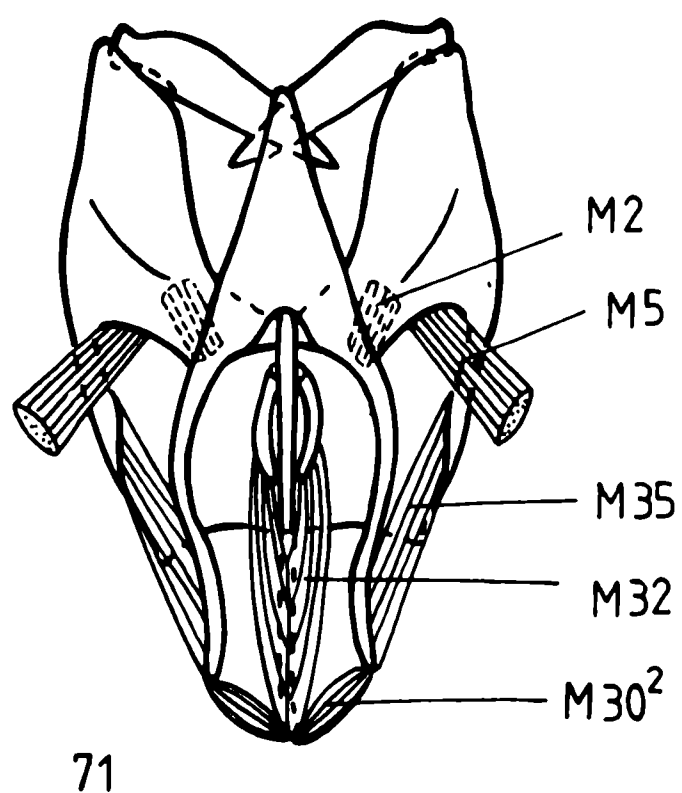
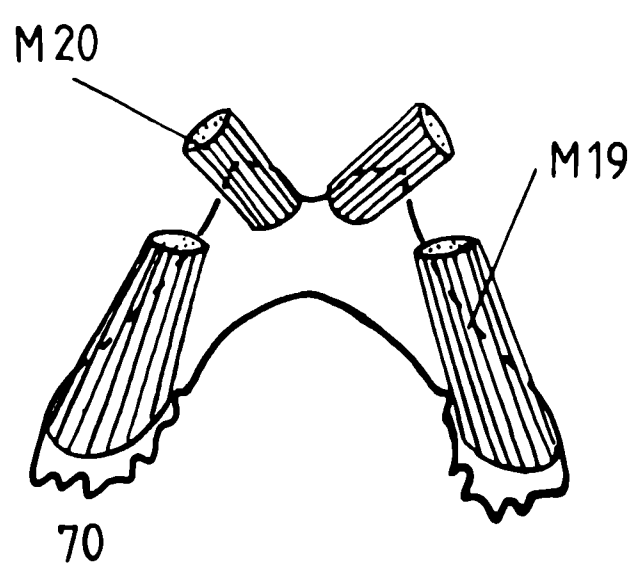
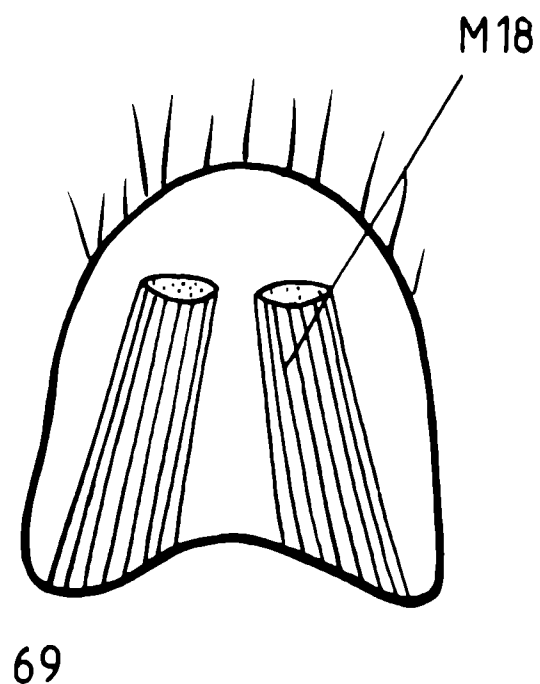
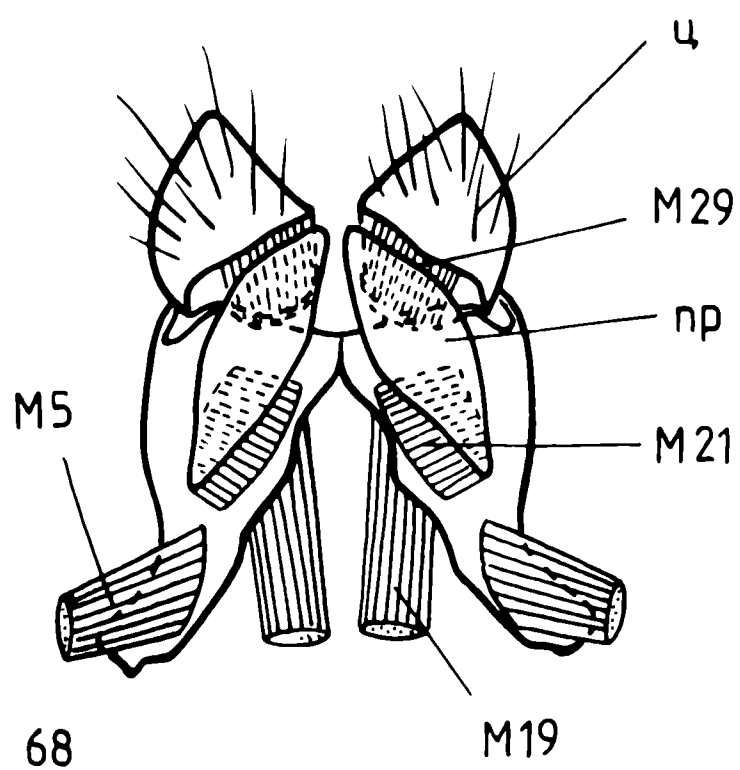


Рис. 68 73. 68 70 *Haematopota pluvialis* L. (Tabanidae)
 68 — эпандрий; 69 — VIII стернит; 70 — VIII тергит
 71—73 — *Chrysops dissectus* Lw. (Tabanidae) 71 — гипандрий; 72 — ги-
 пандрий, эдегальный комплекс удален; 73 — эдегальный комплекс, вид
 с вентральной стороны

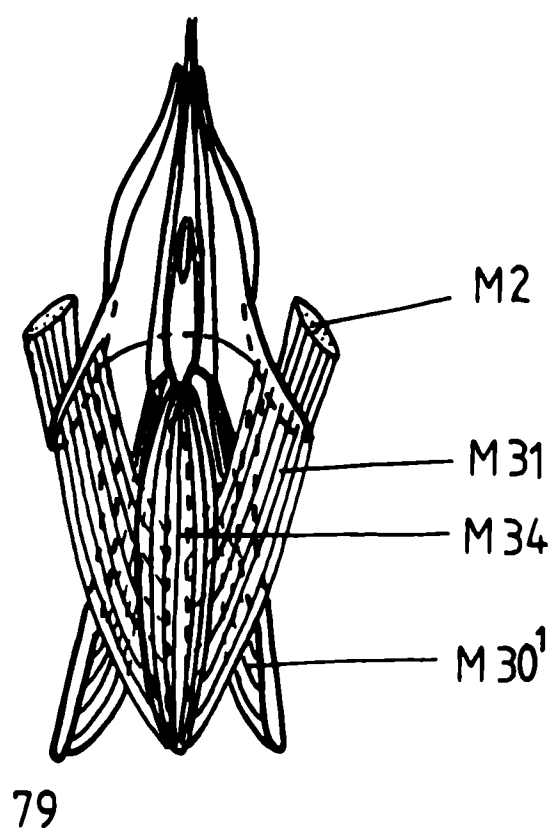
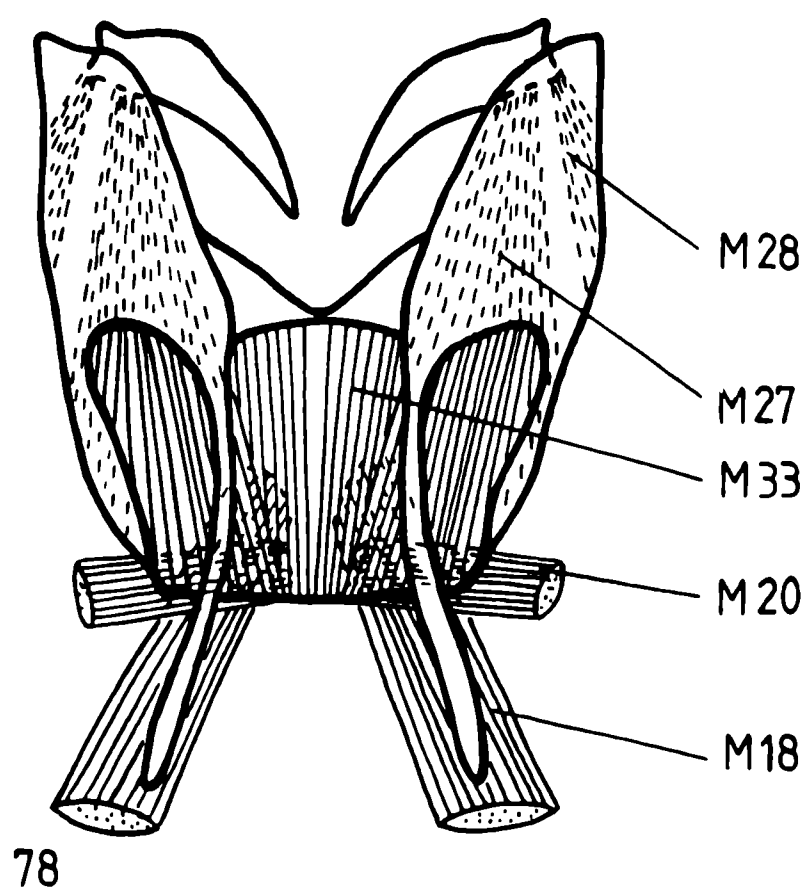
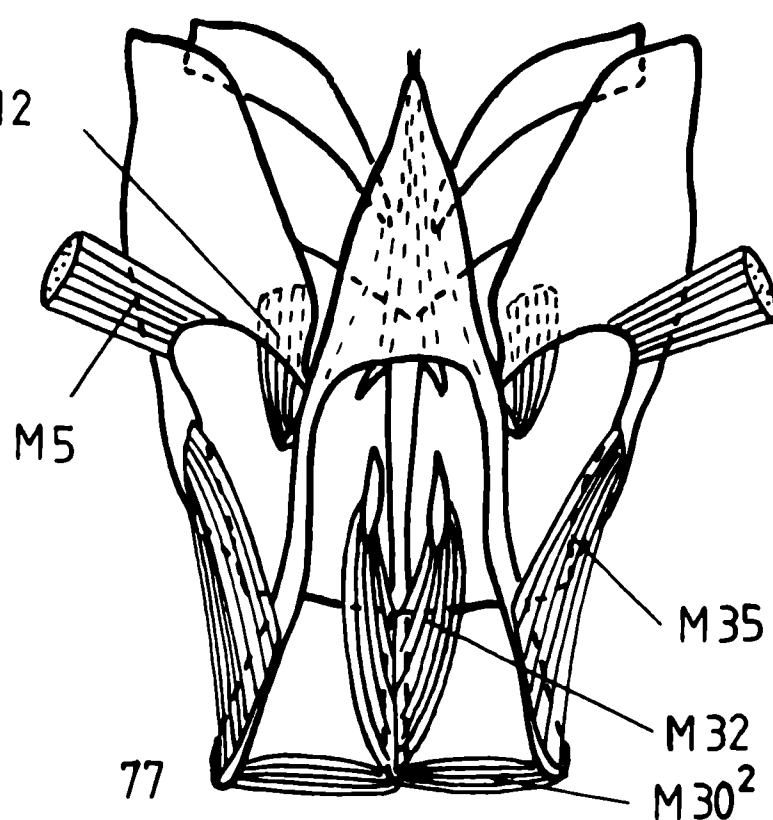
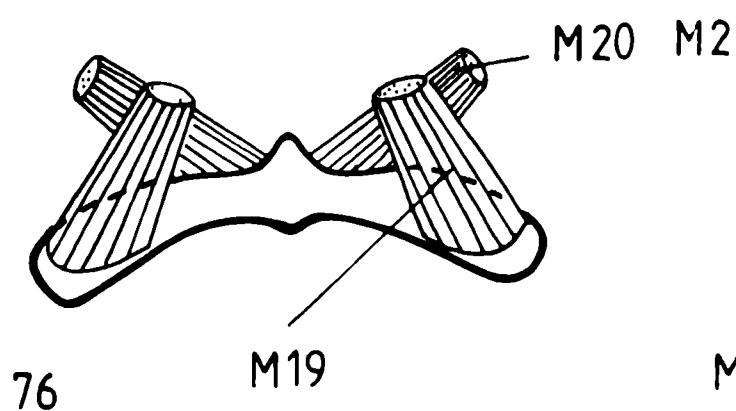
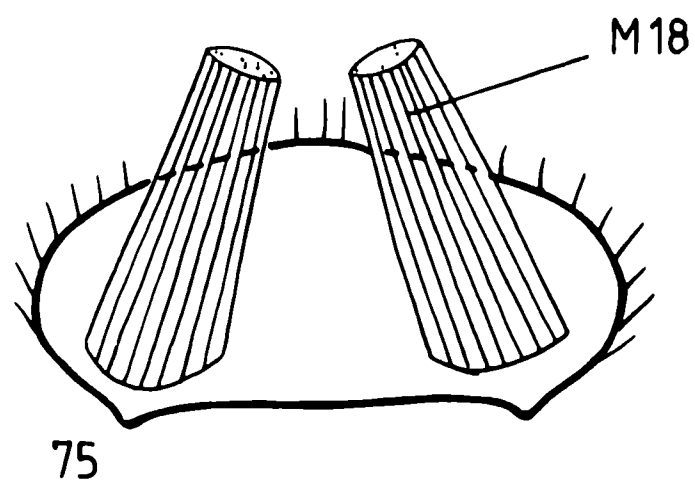
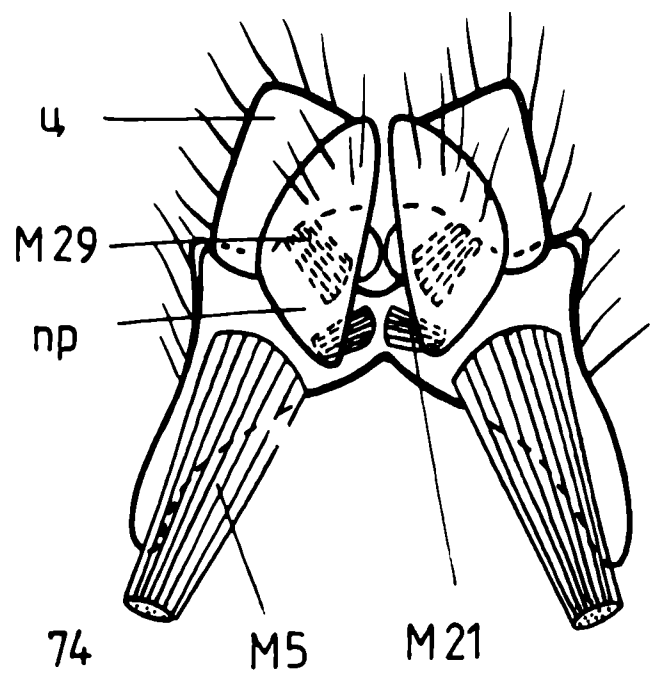


Рис. 74— 79. 74- 76 *Chrysops dissectus* Lw (Tabanidae)
 74 эпандрий; 75 VIII стернит; 76 VIII тергит
 77 79 *Silvius latifrons latifrons* Ols. (Tabanidae) 77 гипандрий; 78
 гипандрий, деагальный комплекс удален; 79 эдеагальный комплекс, вид
 вентральной стороны

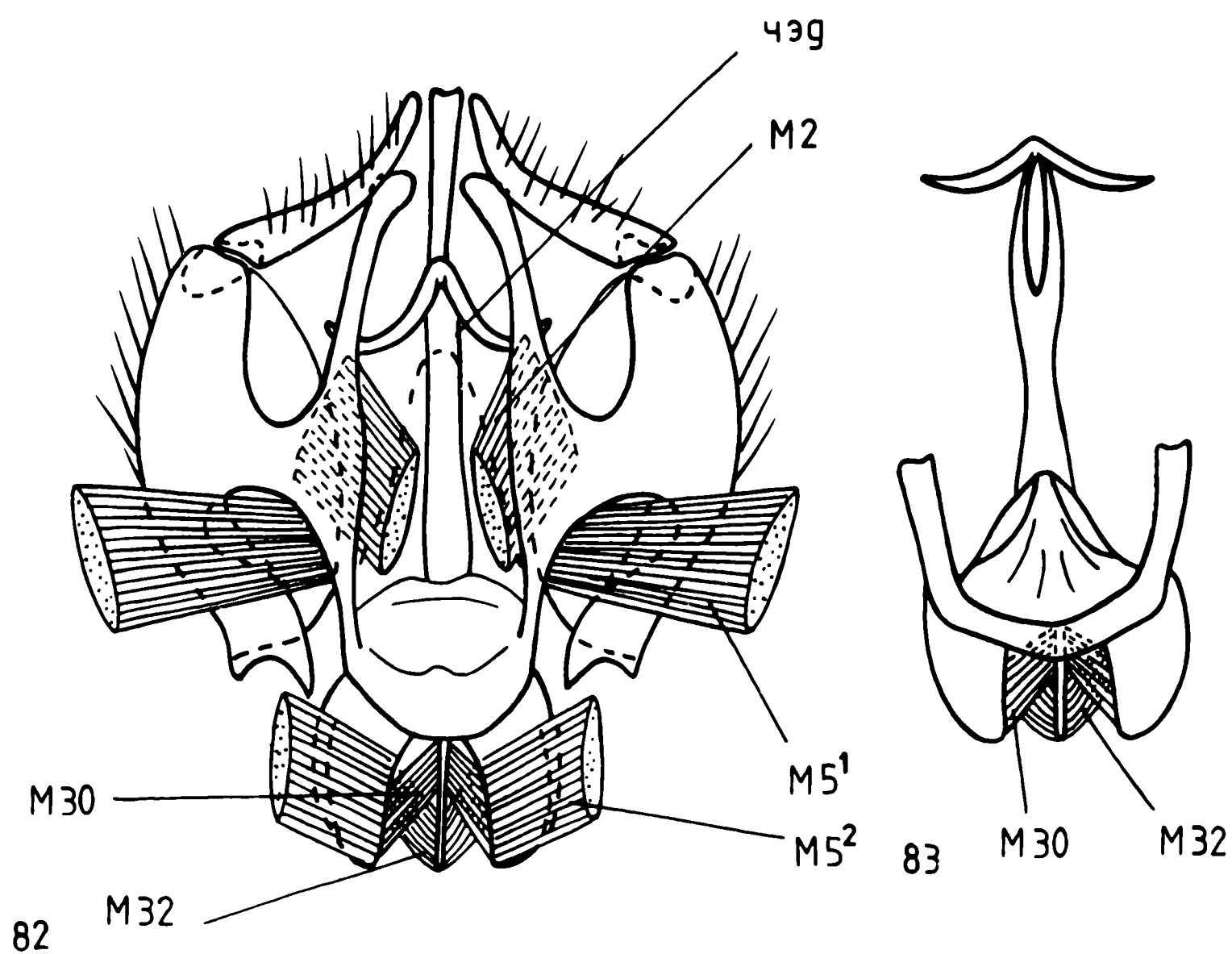
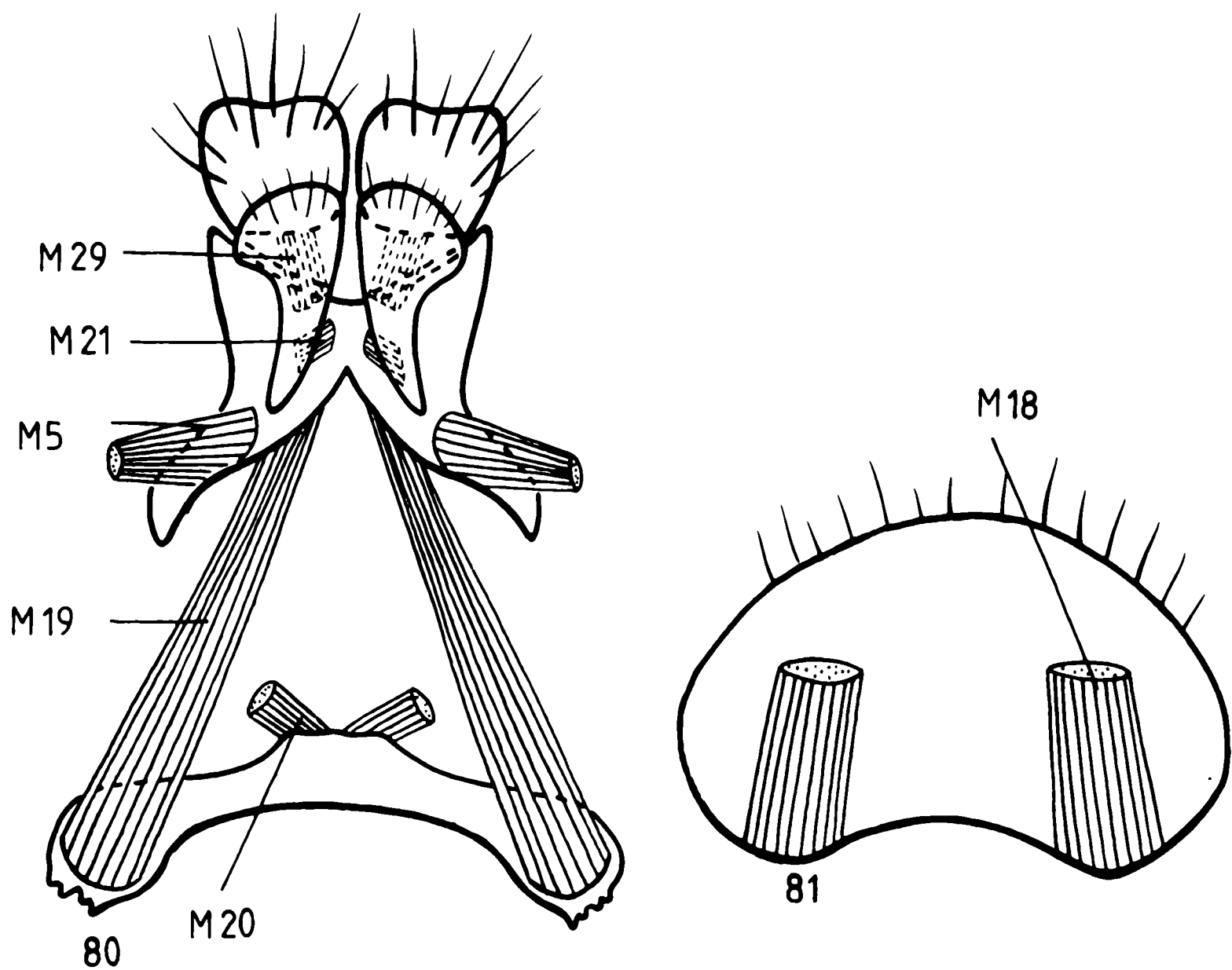


Рис. 80 – 83. 80–81 – *Silvius latifrons latifrons* Ols. (Tabanidae):
80 эпандрий и VIII тергит; 81 VIII стернит
82 – 83 *Hirmonneura oldenbergi* Lichtw (Nemestrinidae): 82 гипандрий;
83 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны

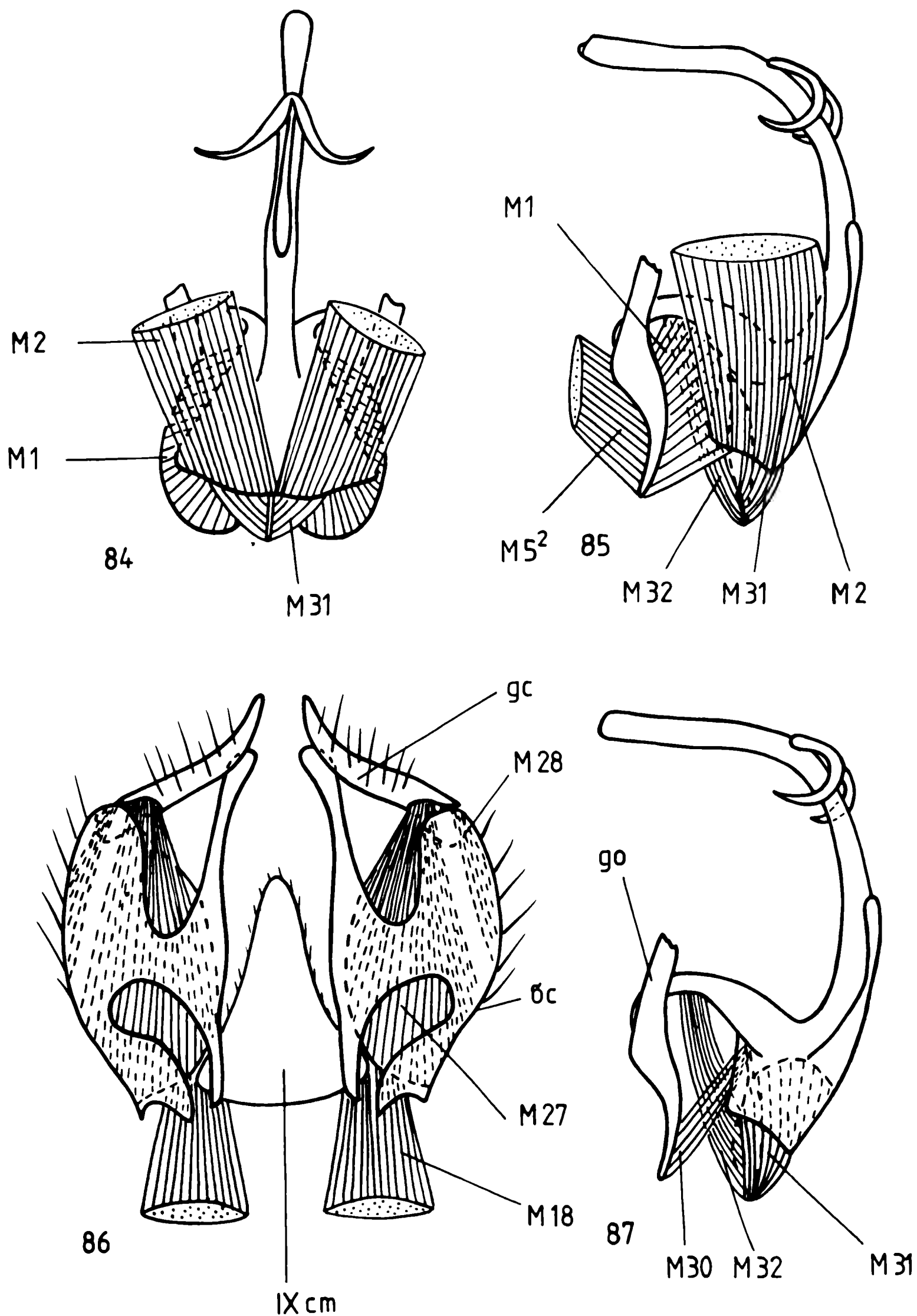


Рис. 84—87 *Hirmononeura oldenbergi* Lichtw (Nemestriidae)
 84 эдегальный комплекс; вид с вентральной стороны; 85 эдегальный комплекс, вид сбоку; 86 гипандрий, эдегальный комплекс удален; 87 эдегальный комплекс, вид сбоку, $M1$, $M2$ и $M5^2$ удалены

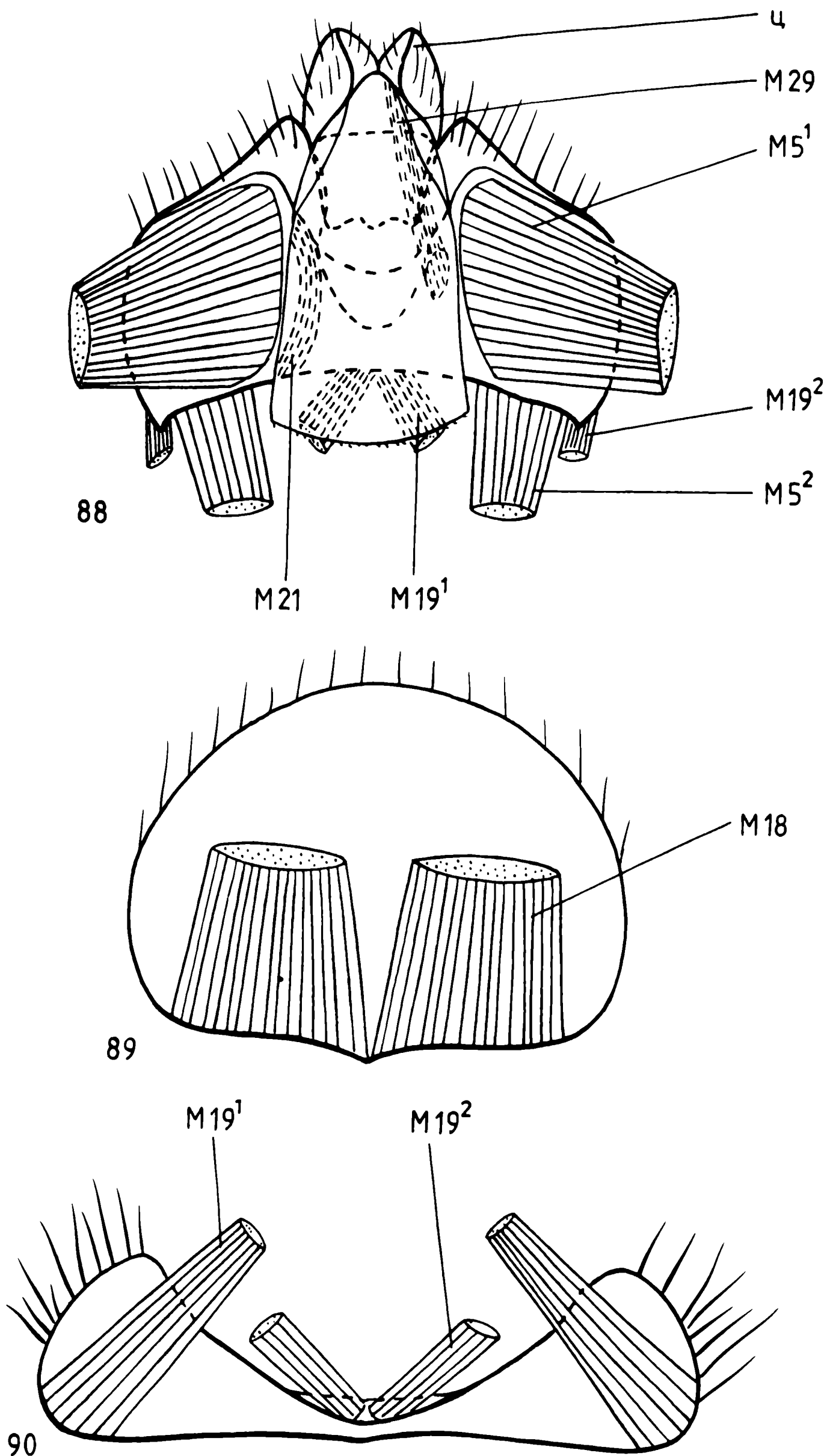


Рис 88 90. *Hirnoneura oldenbergi* Lichtw (Nemestrinidae):
88 — эпандрий; 89 — VIII стернит; 90 — VIII тергит

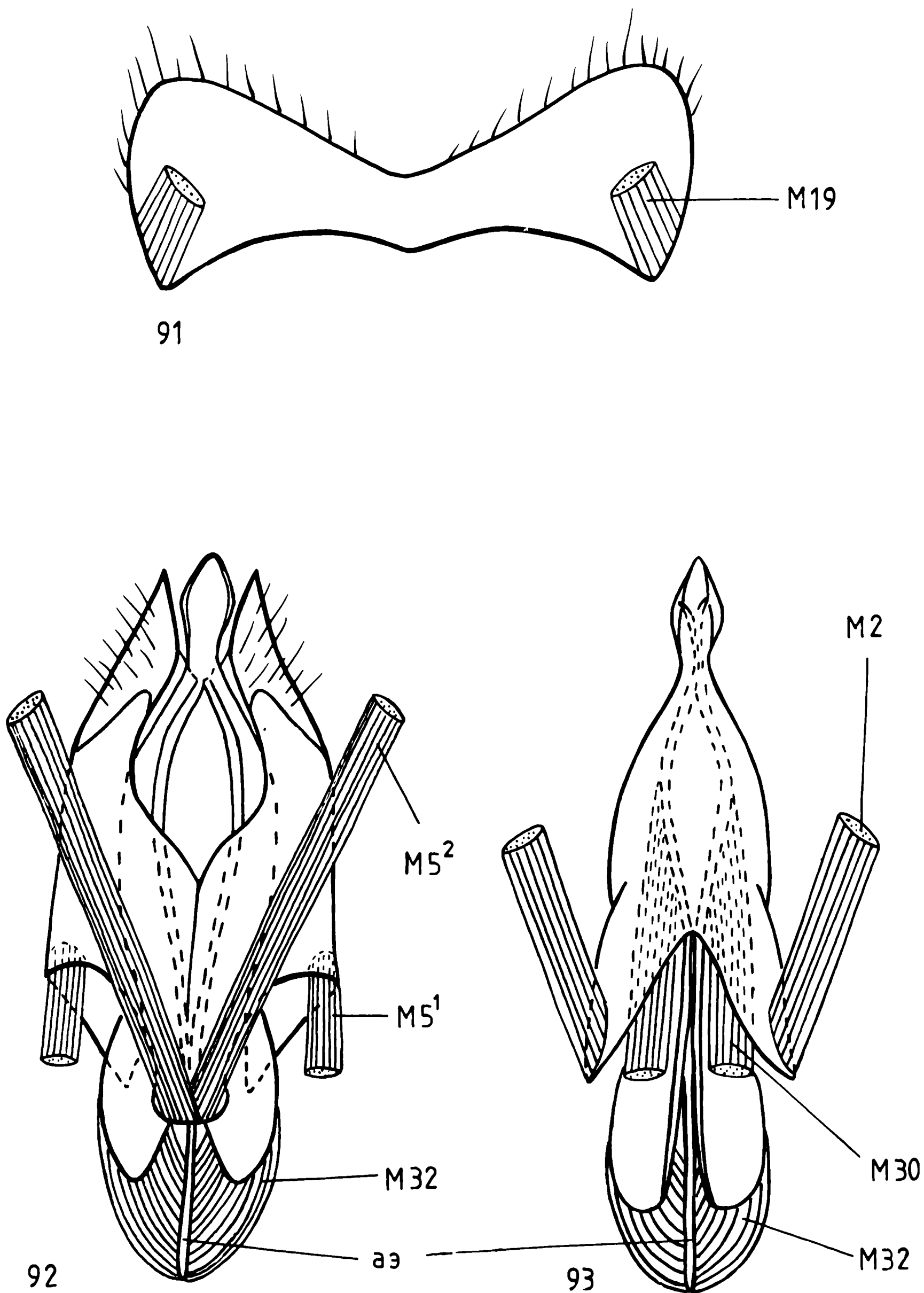


Рис. 91—93. *Oligoneura satoi* Ôuchi (Acroceridae)
 91 — VIII тергит; 92 гипандрий; 93 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны

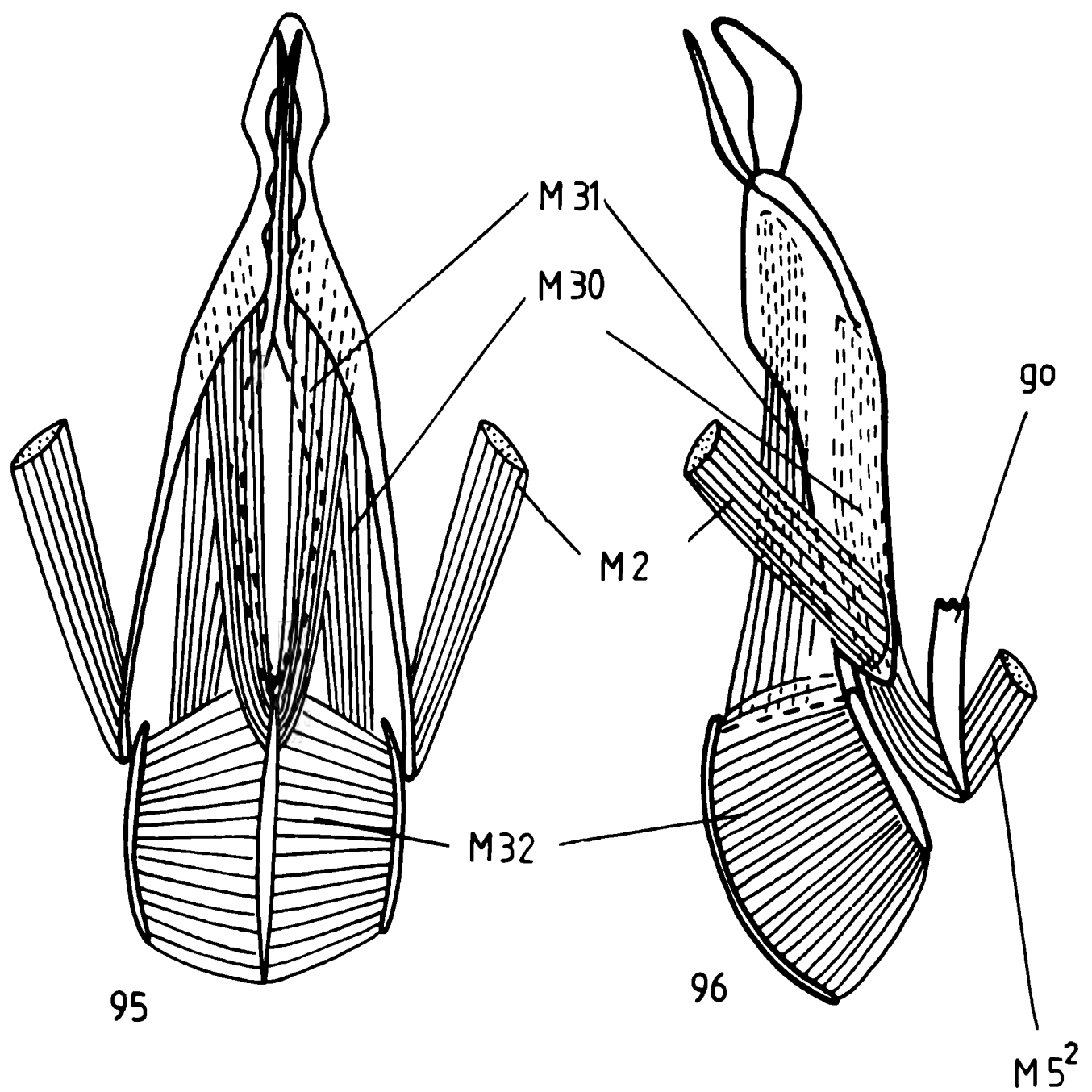
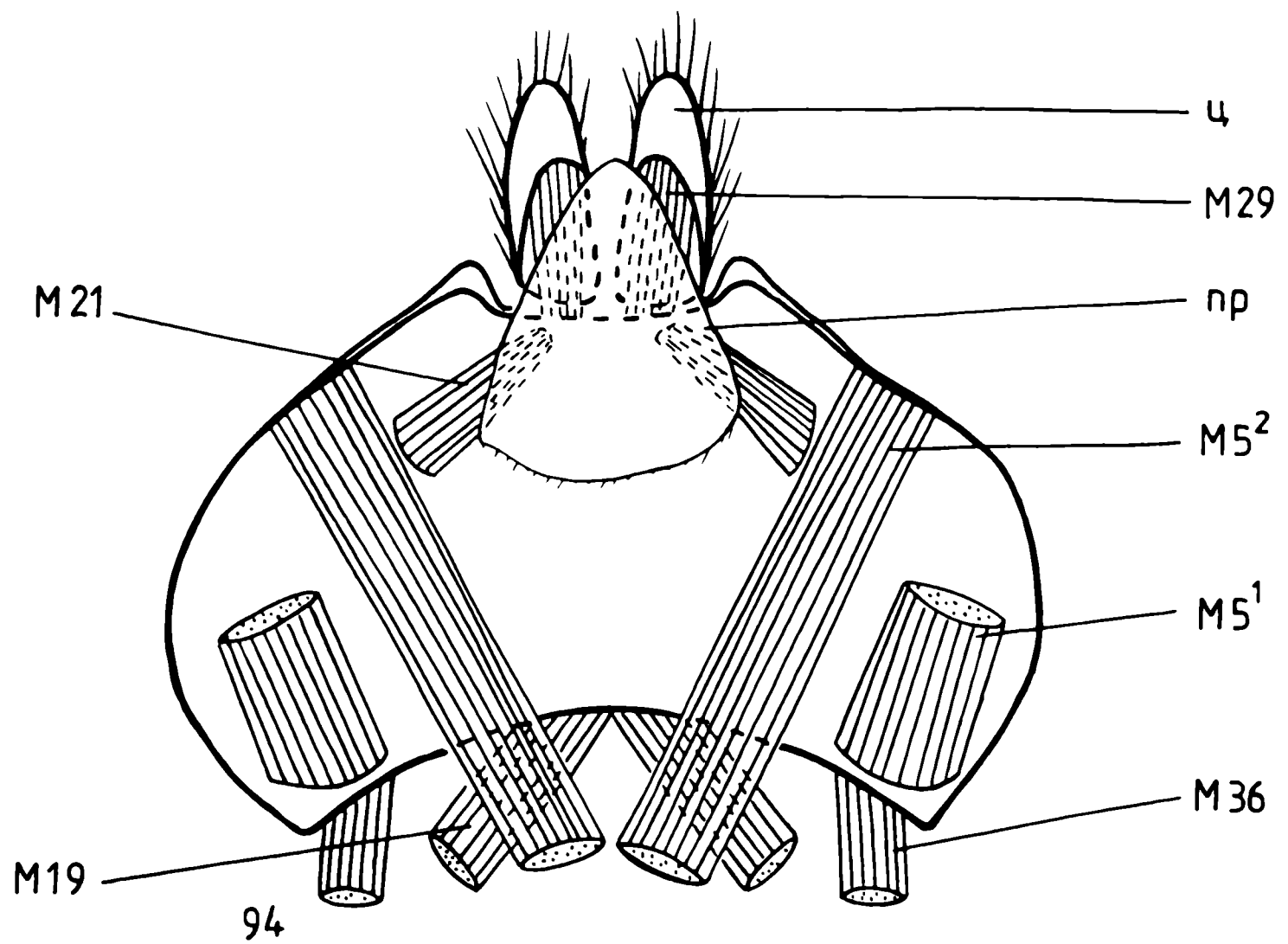


Рис. 94 96. *Oligoneura satoi* Ōuchi (Acroceridae)
 94 – эпандрий; 95 – эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны;
 96 – эдегальный комплекс, вид сбоку

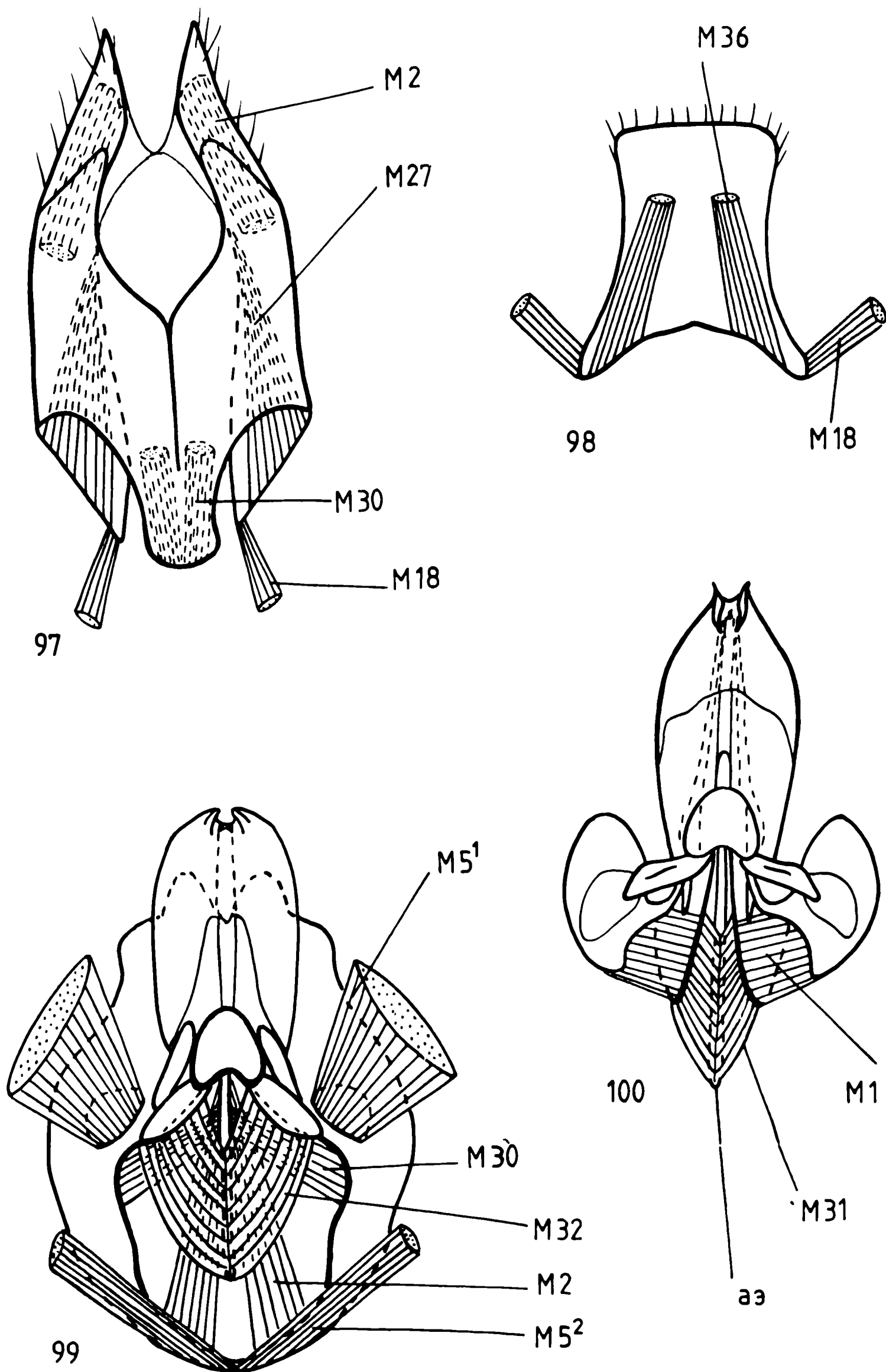


Рис. 97 100. 97 98 *Oligoneura satoi* Ôuchi (Acroceridae)
 97 гипандрій, эдегальный комплекс удален; 98 VIII стернит
 99 100 *Villa hottentotta* L. (Bombyliidae): 99 — гипандрій; 100 —
 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны, M2, M30, M32 удалены

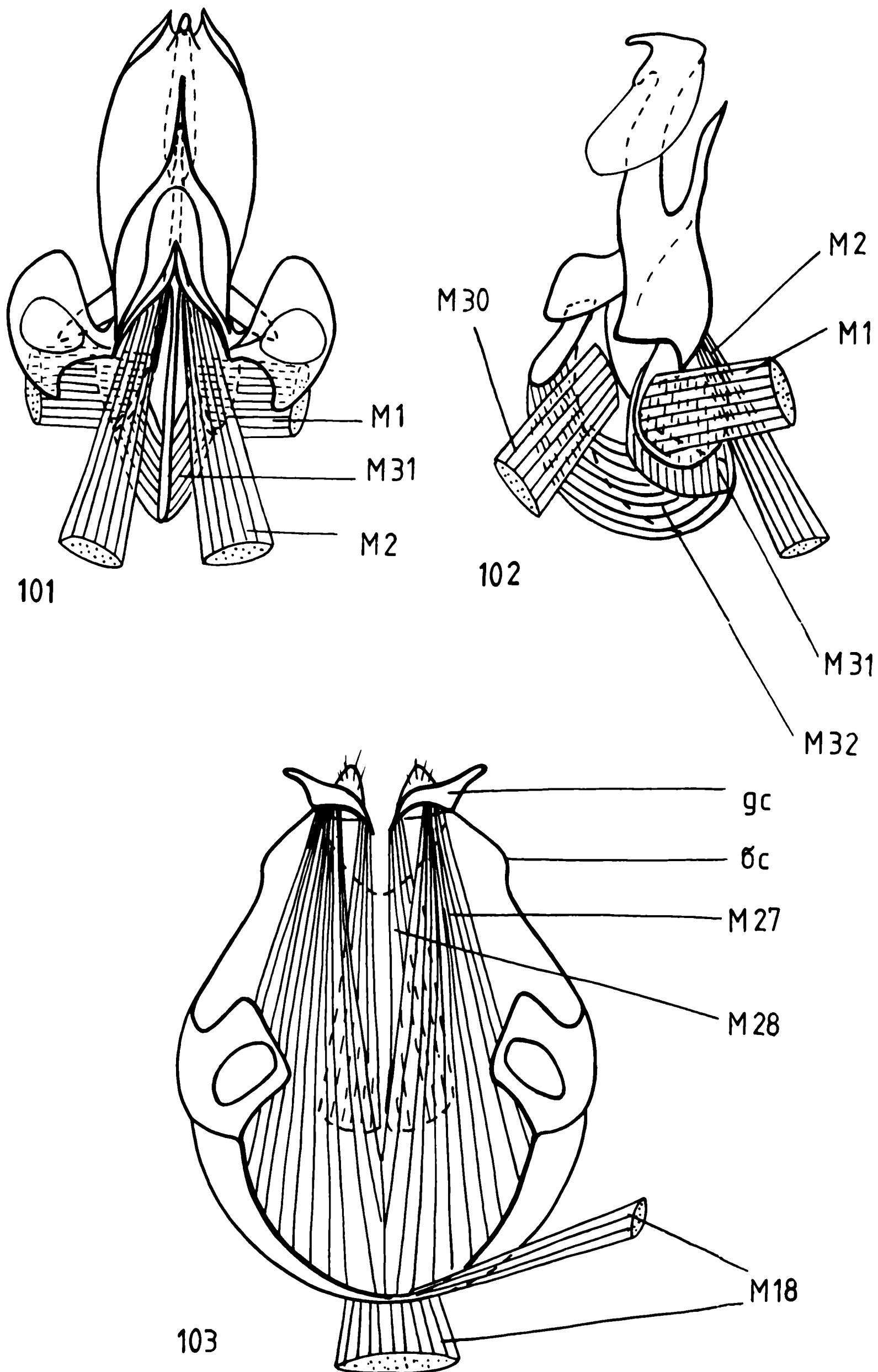


Рис. 101—103. *Villa hottentotta* L. (Bombyllidae):
 101 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 102 — эдегальный комплекс, вид сбоку; 103 — гипандрей, эдегальный комплекс удален

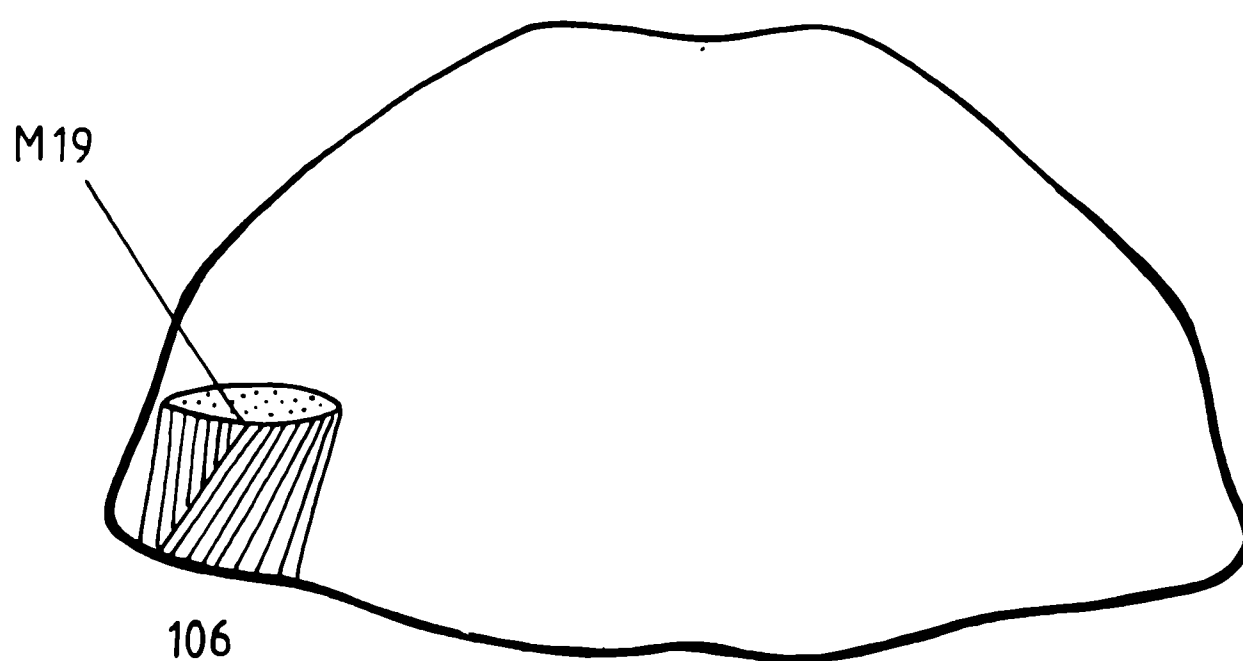
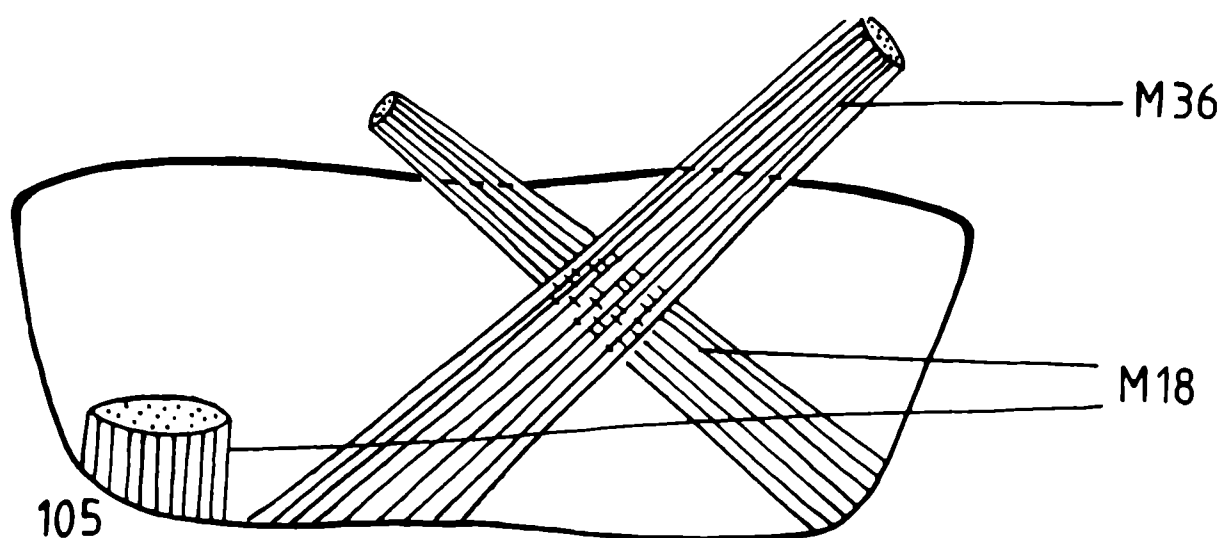
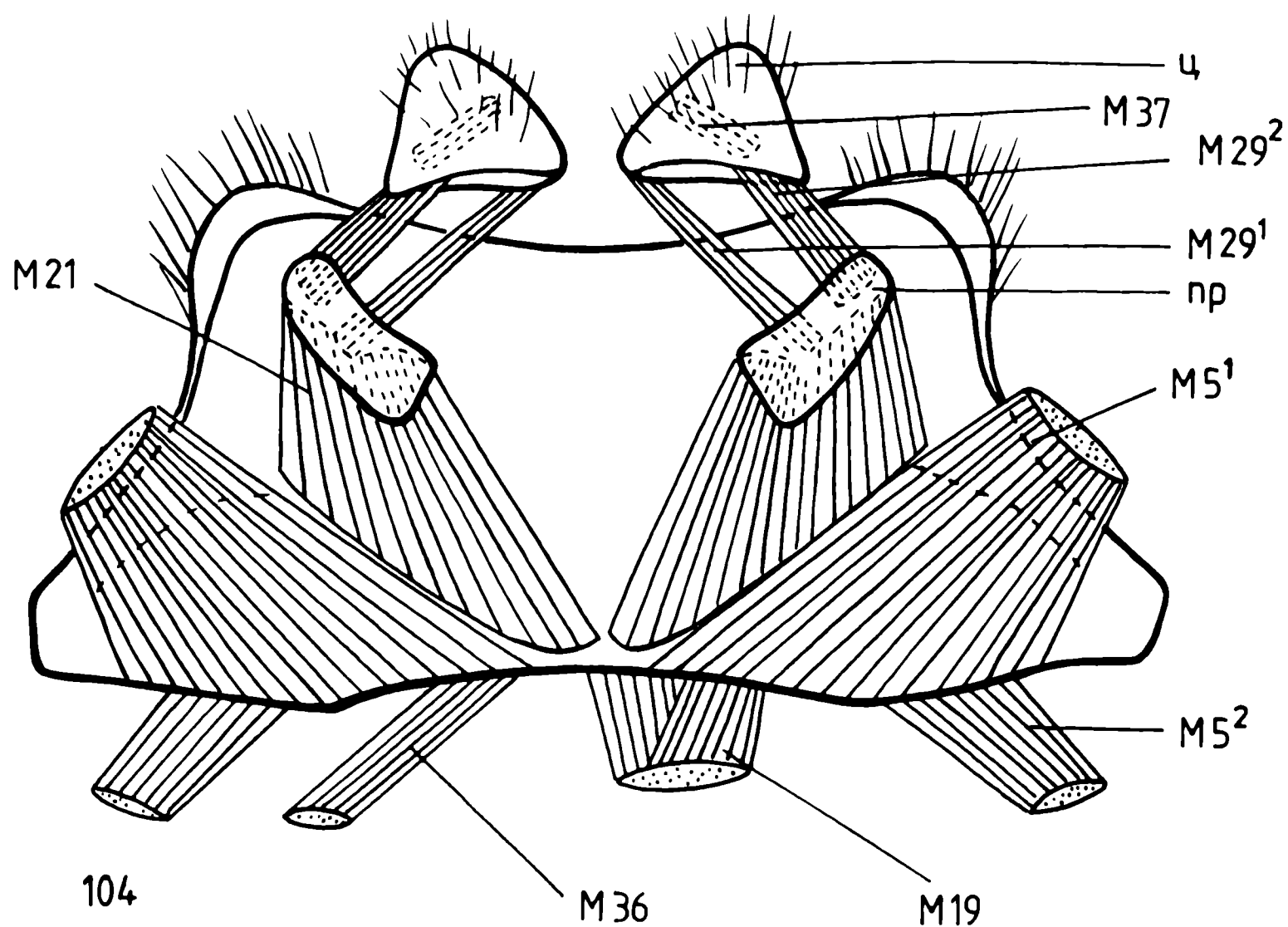


Рис. 104 – 106. *Villa hottentotta* L. (Bombyliidae):
 104 эпандрий; 105 VIII стернит; 106 — VIII тергит

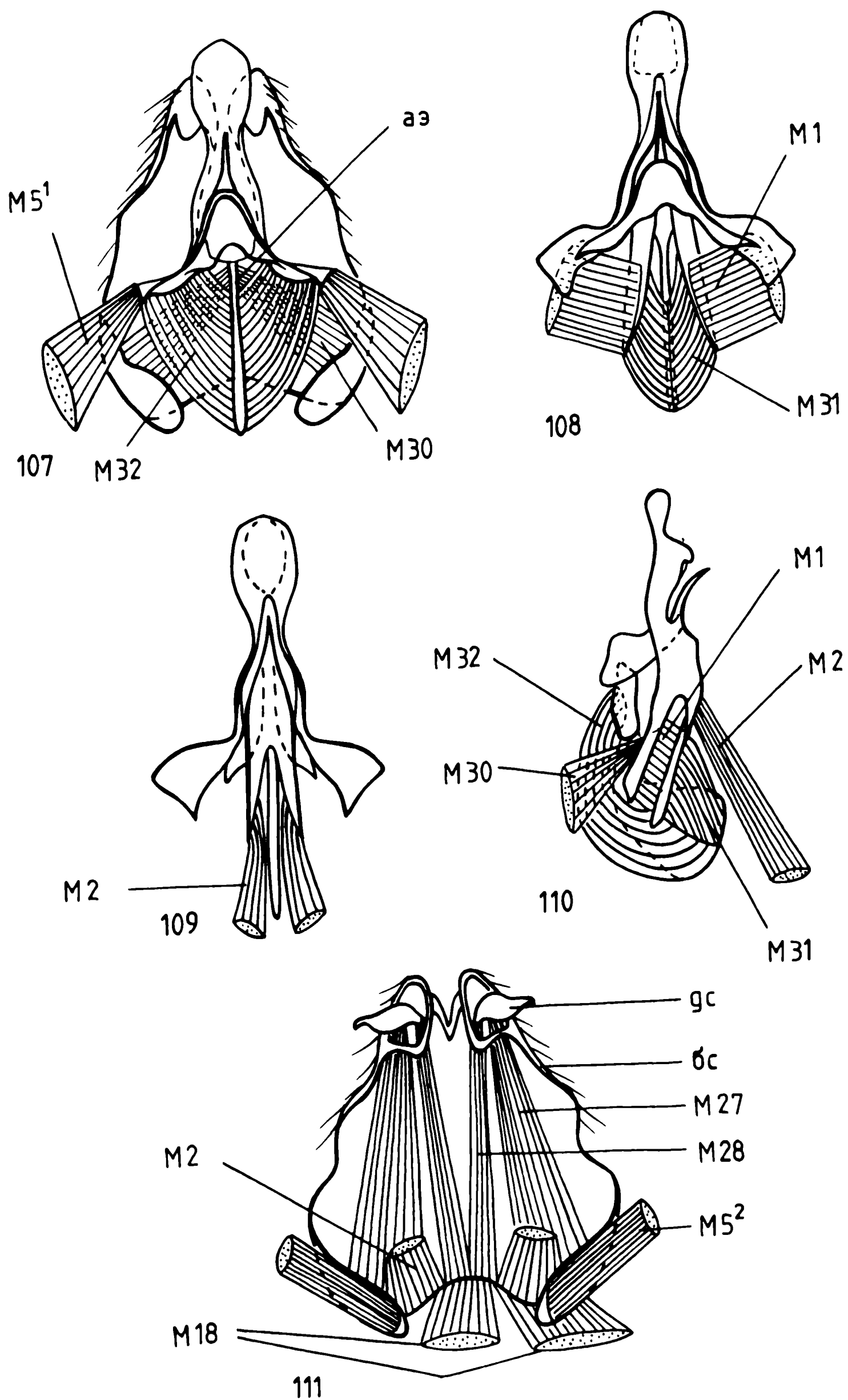


Рис. 107–111 *Hemipenthes maurus* L. (Bombyliidae)
 107 — гипандрей; 108 — эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны, мышцы M30 и M32 удалены; 109 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 110 — эдегальный комплекс, вид сбоку; 111 — гипандрей, эдегальный комплекс удален

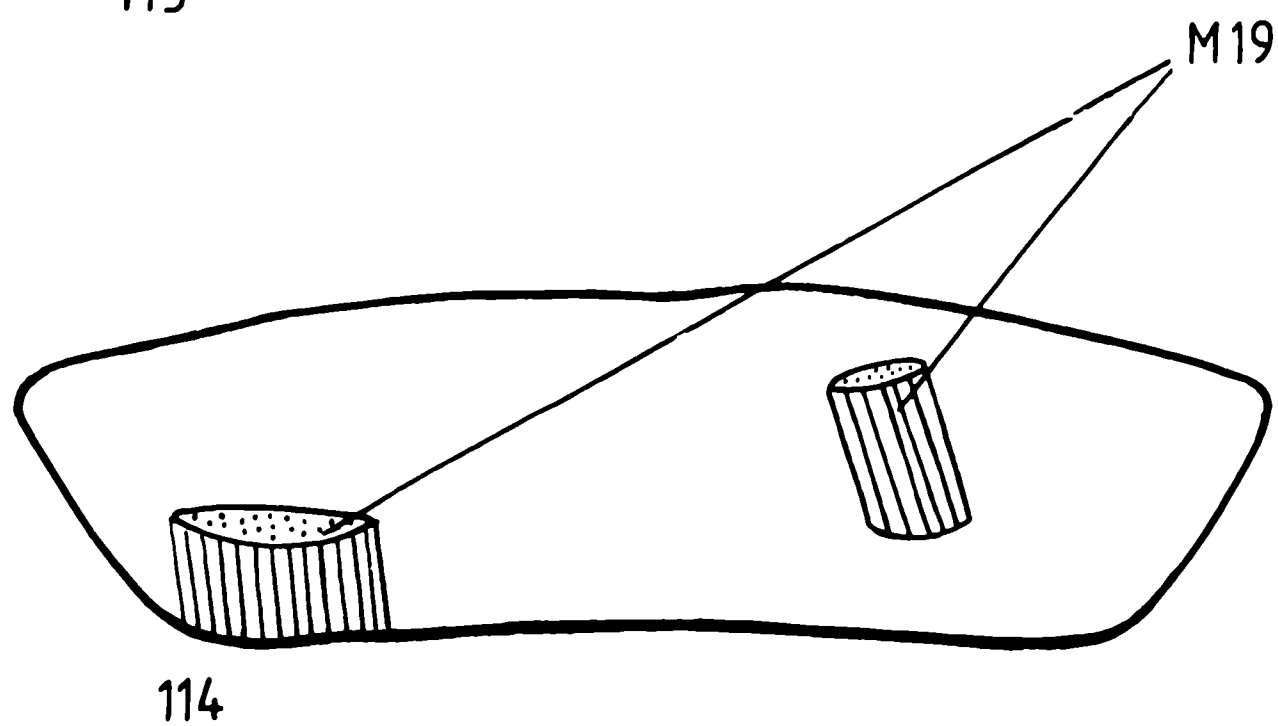
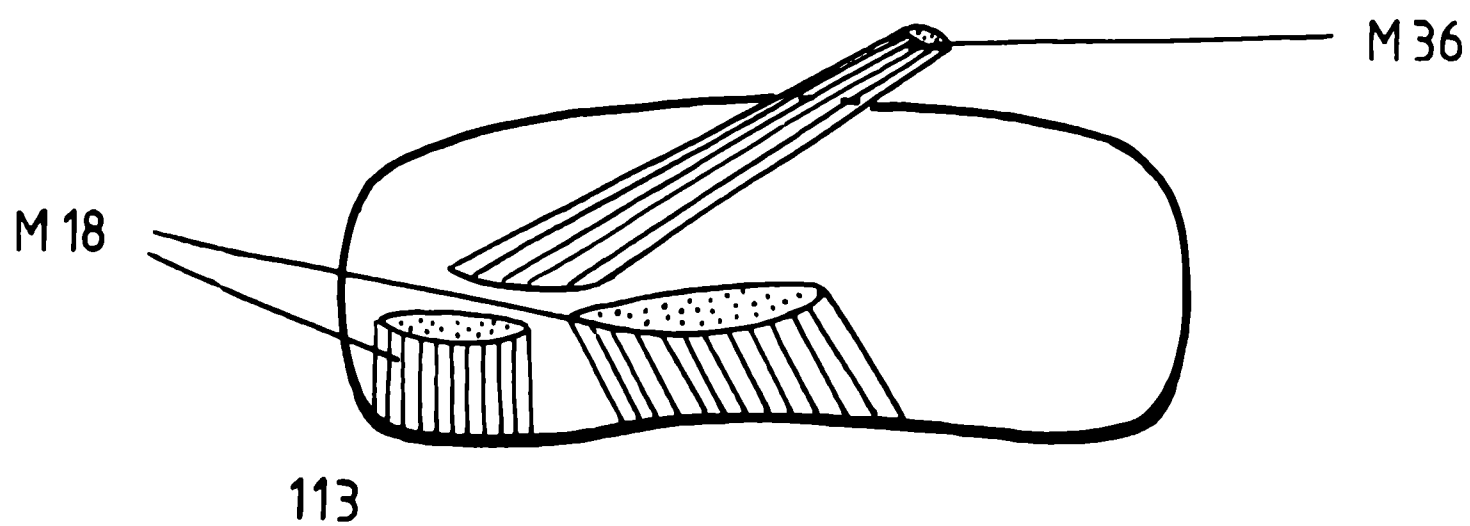
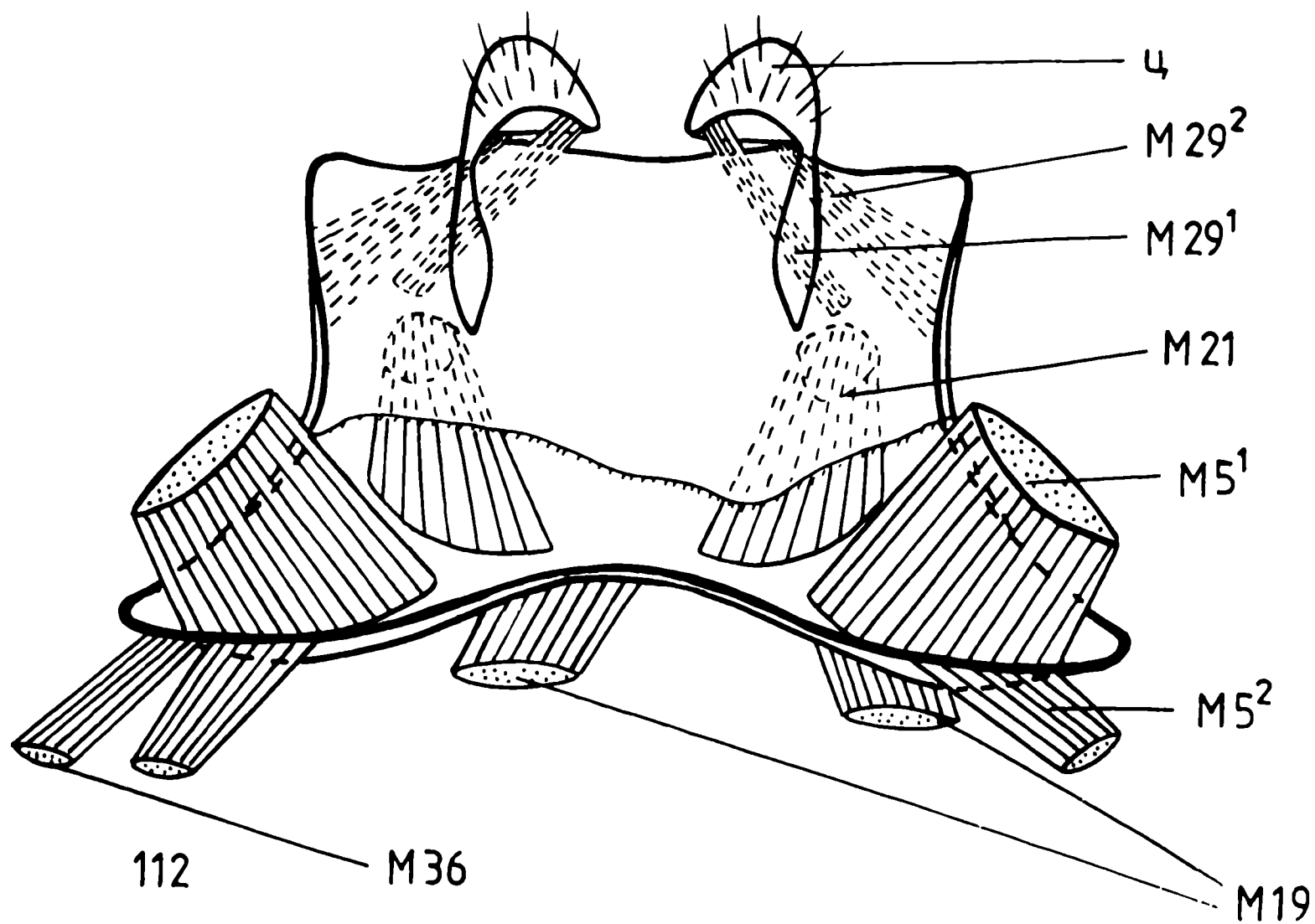


Рис. 112- 114. *Hemipenthes maurus* L. (Bombyliidae):
112 эпандрий; 113 VIII стернит; 114 VIII тергит

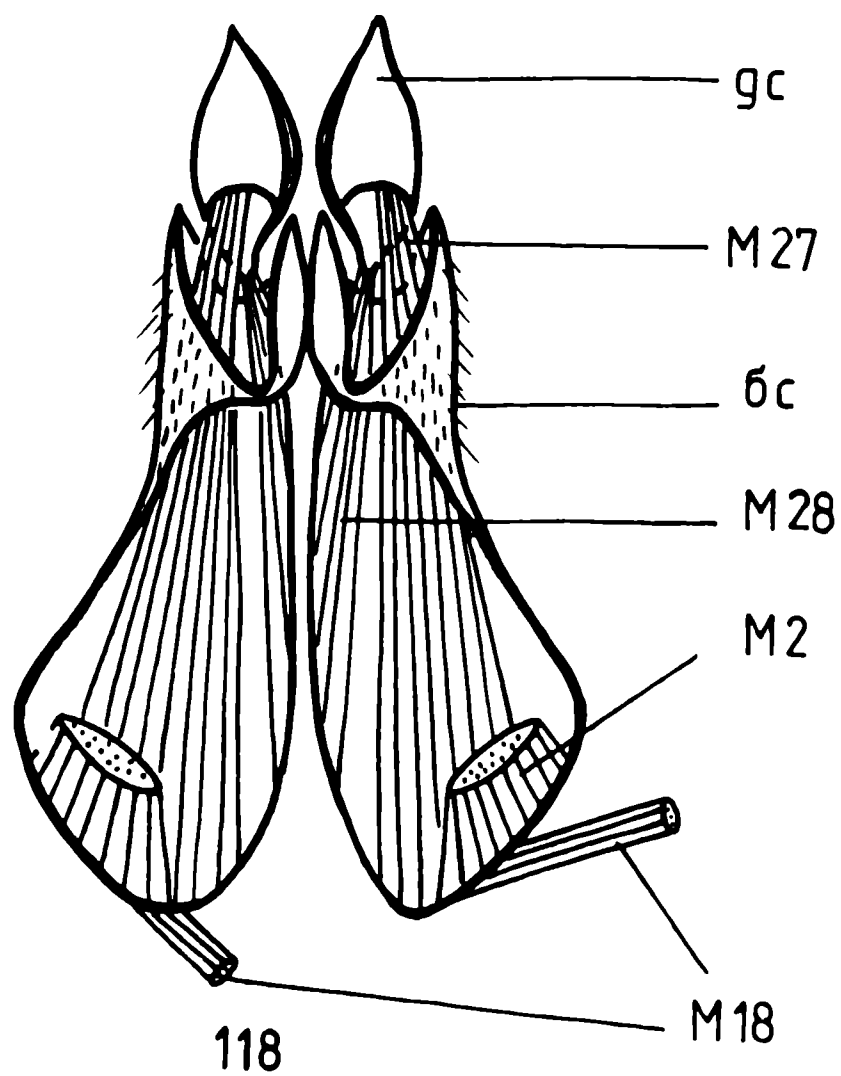
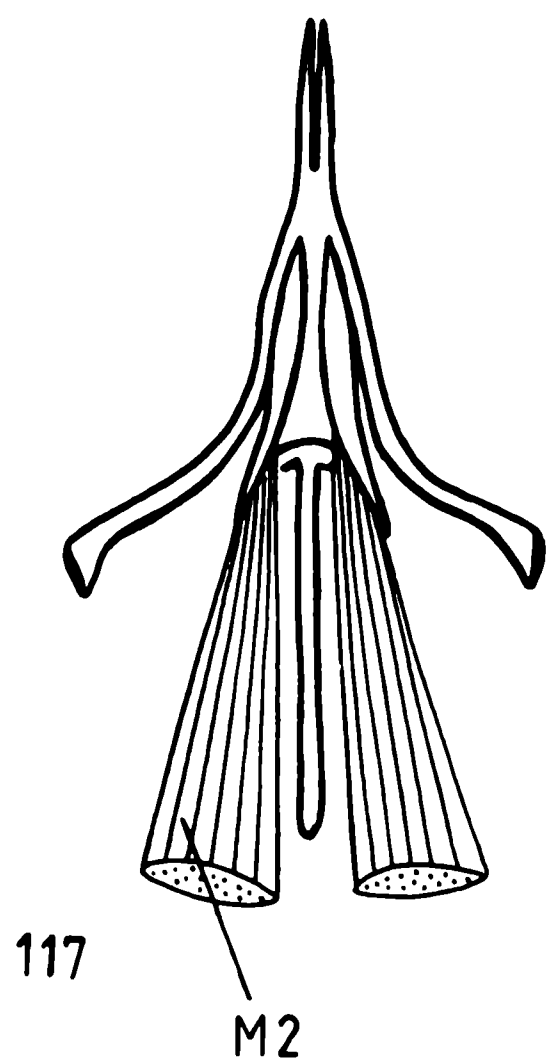
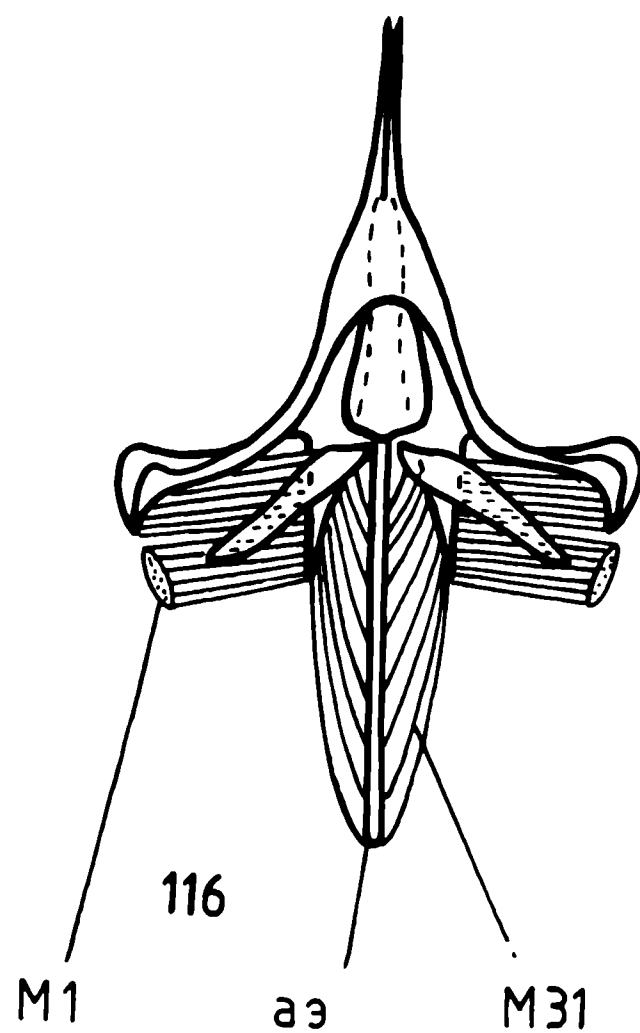
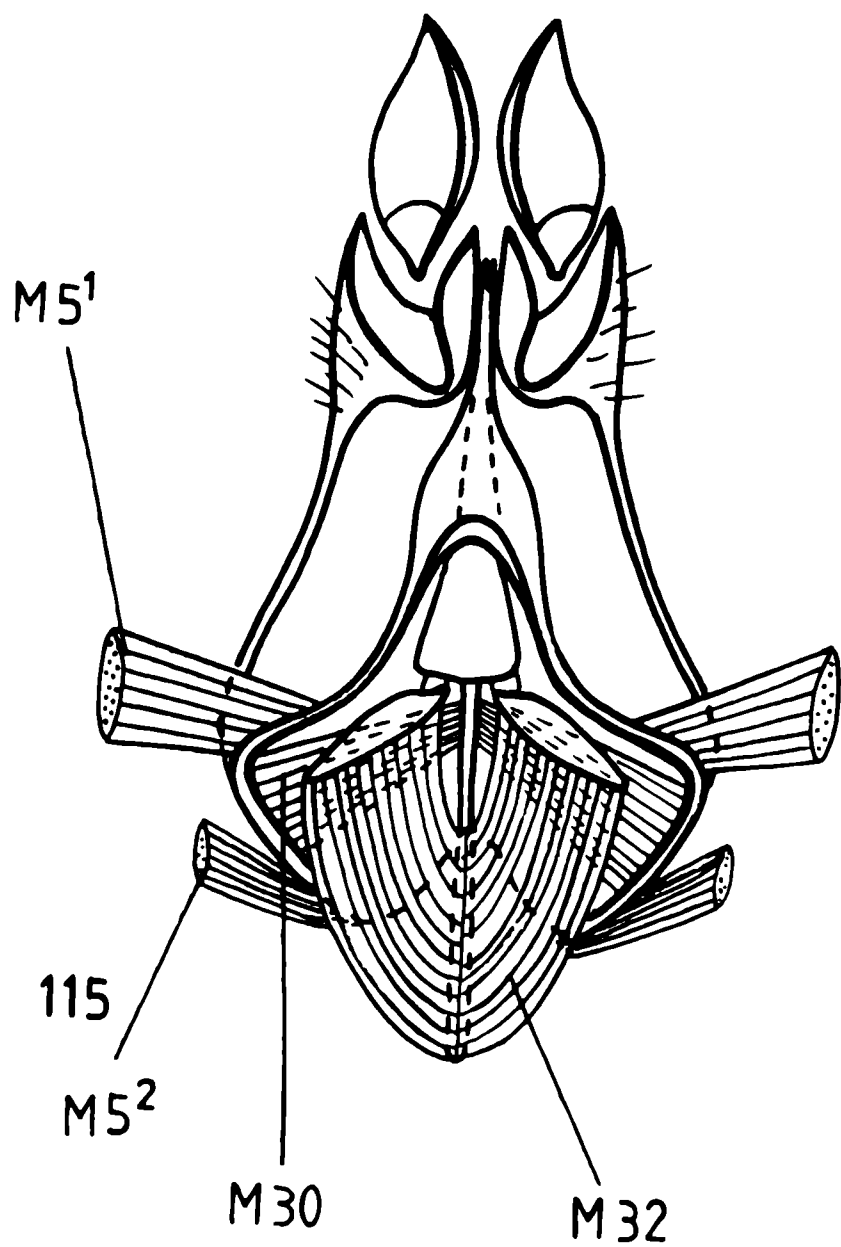


Рис 115 — 118. *Anastoechus nitidulus* F (Bombyliidae)
 115 — гипандрій; 116 — эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны; M30 и M32 удалены; 117 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 118 — гипандрій, эдегальный комплекс удален

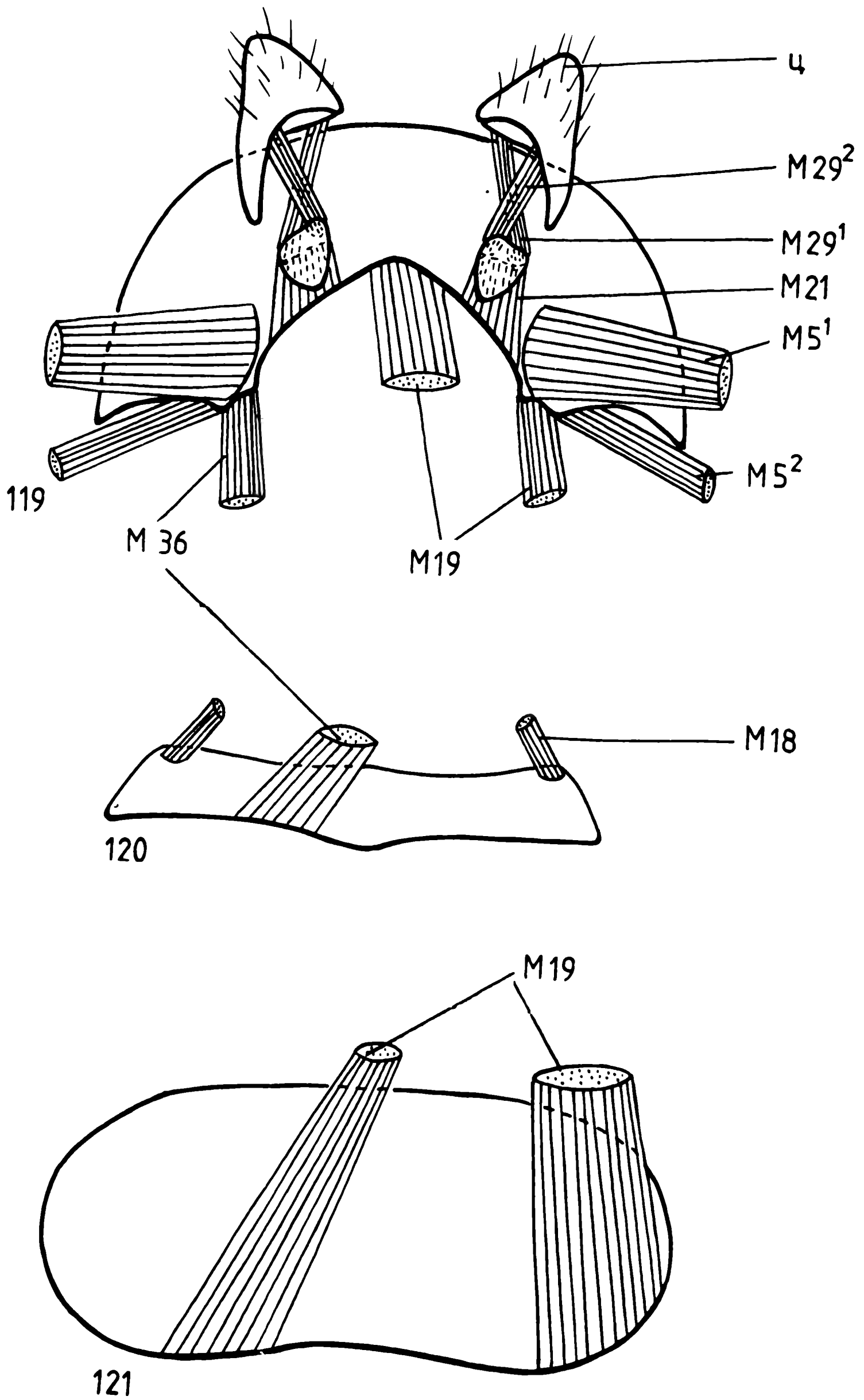


Рис. 119—121 *Anastoechus nitidulus* F (Bombyliidae)
 119 эпандрій; 120 VIII стернит; 121 VIII тергит

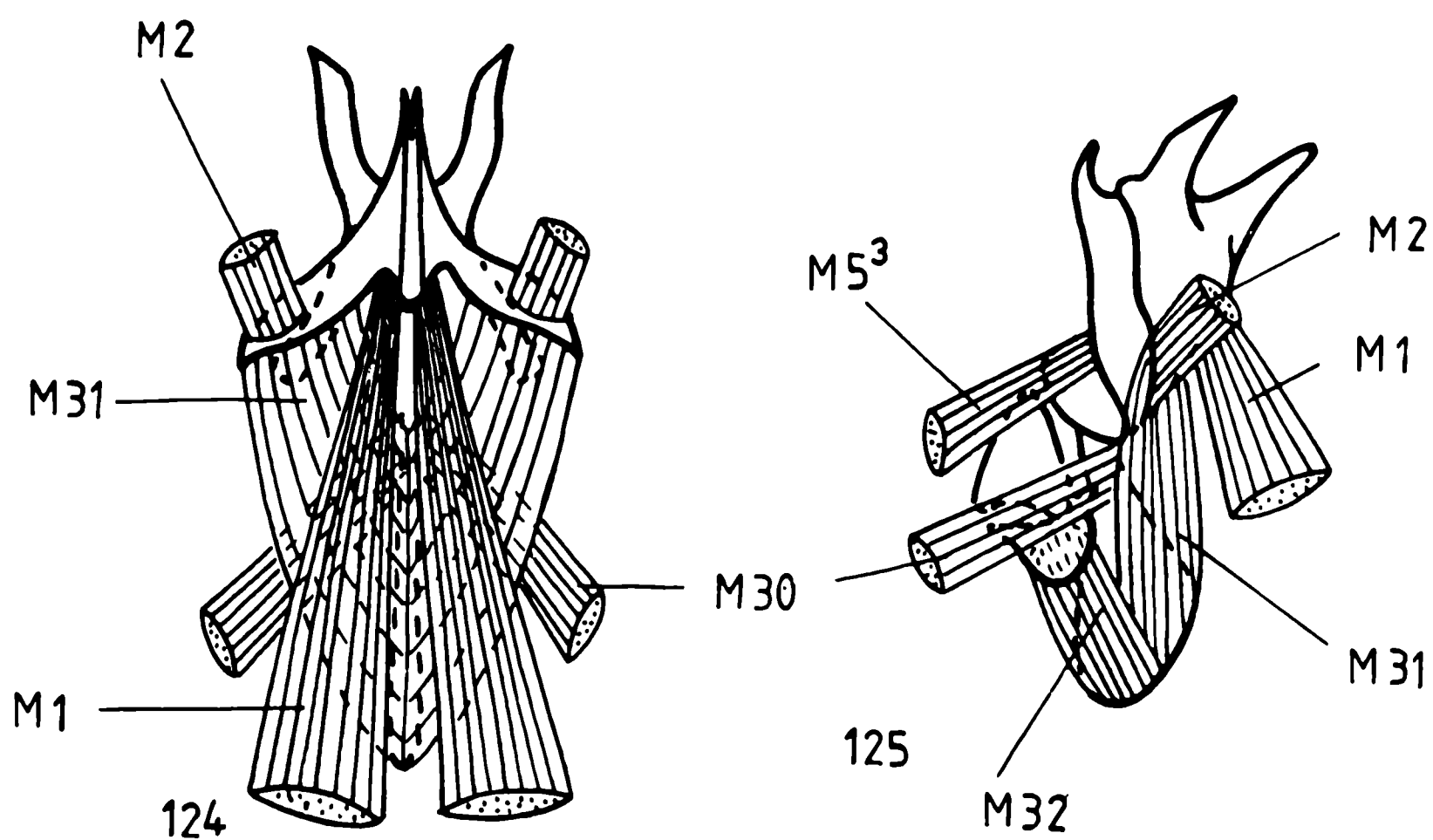
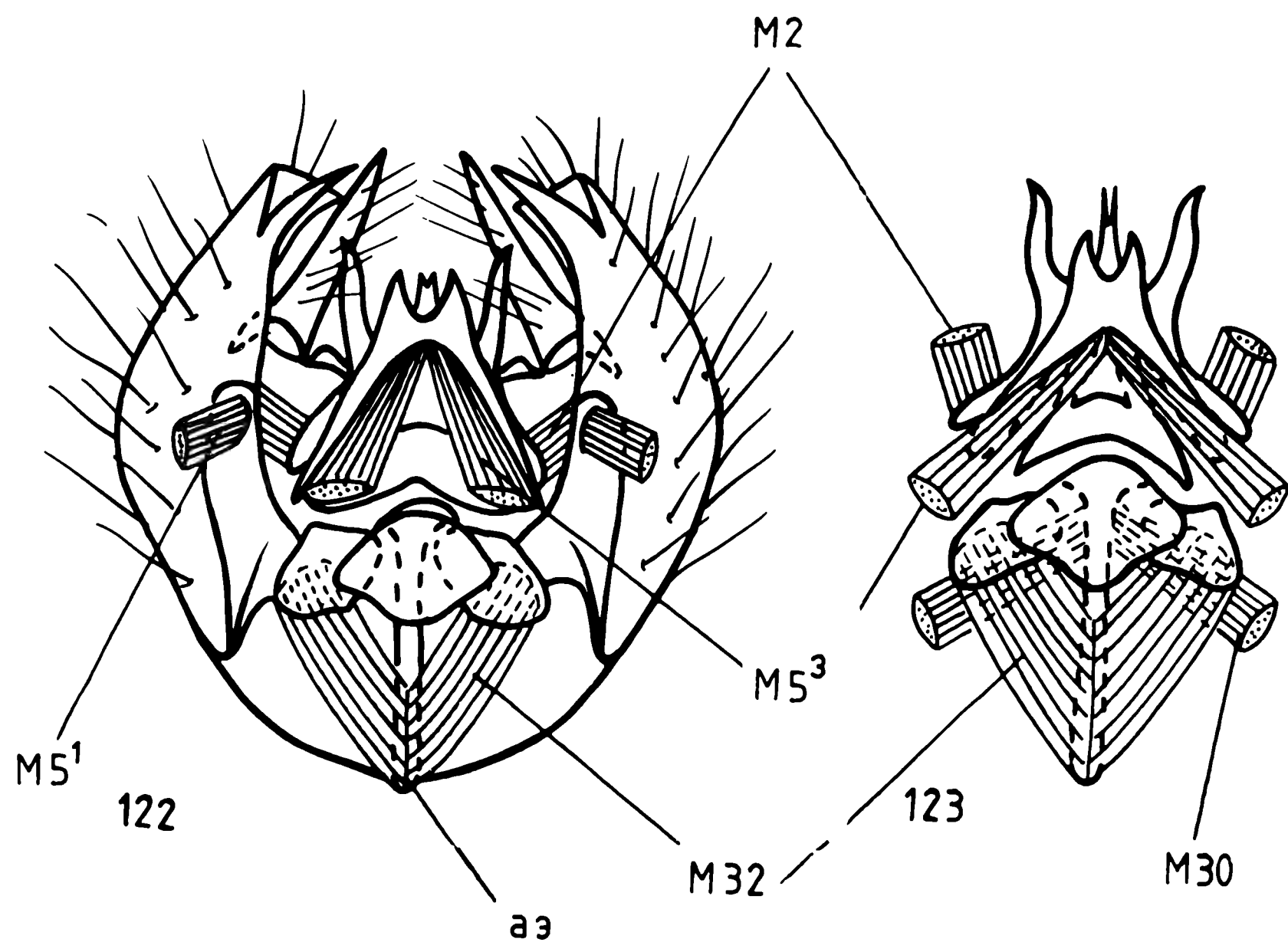


Рис. 122- -125. *Cyrtopogon centralis* Lw (Asilidae)
 122* гипандрий; 123 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны;
 124 эдегальный комплекс, вид вентральной стороны; 125 эдегальный комплекс, вид сбоку

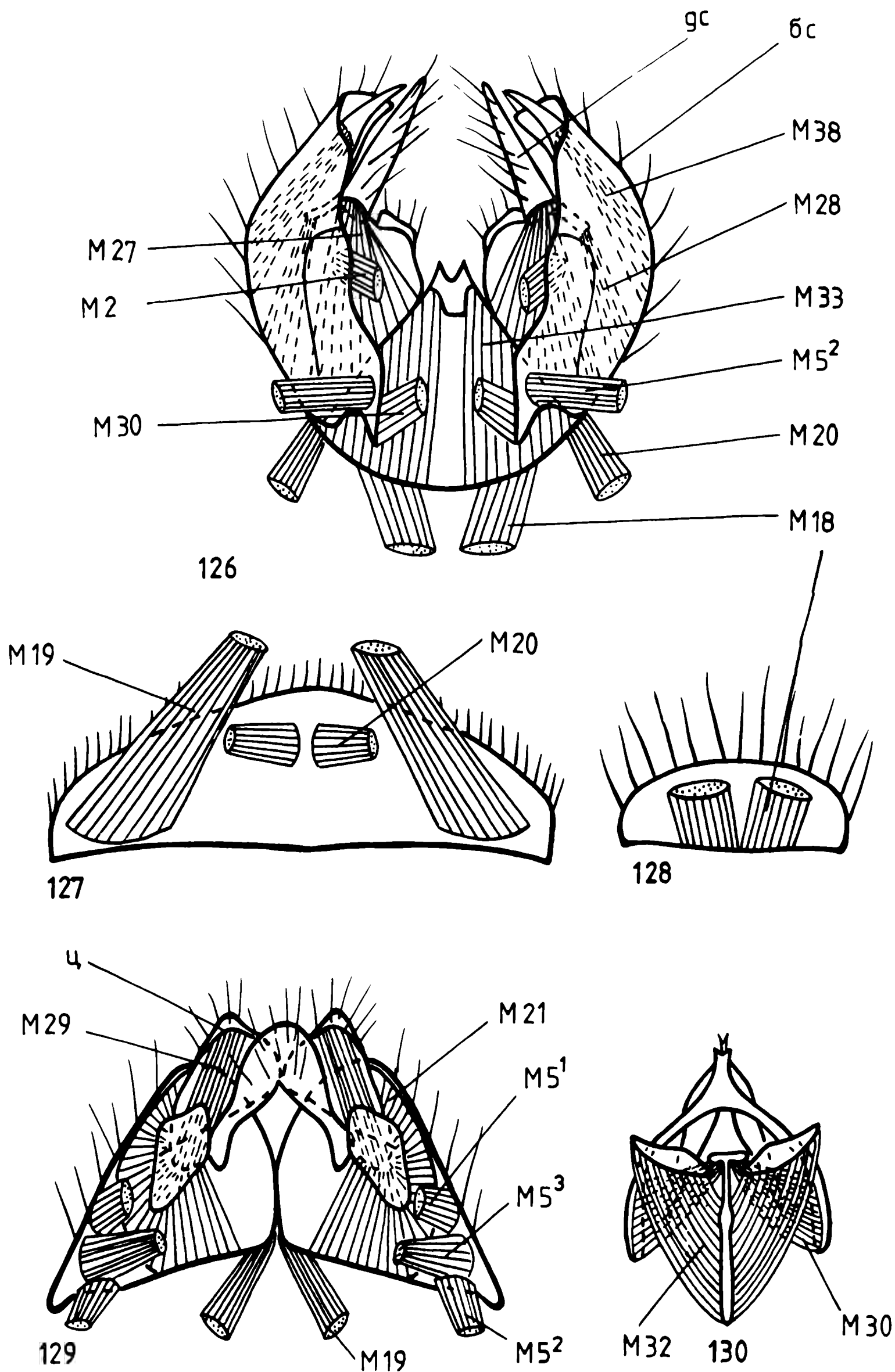


Рис. 126 130. 126 129 *Cyrtopogon centralis* Lw (Asilidae)
 126 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 127 VIII тергит, 128
 VIII стернит; 129 эпандрій
 130 *Dioctria harcyniae* Lw (Asilidae) Эдегальный комплекс, вид с дорсальной
 стороны

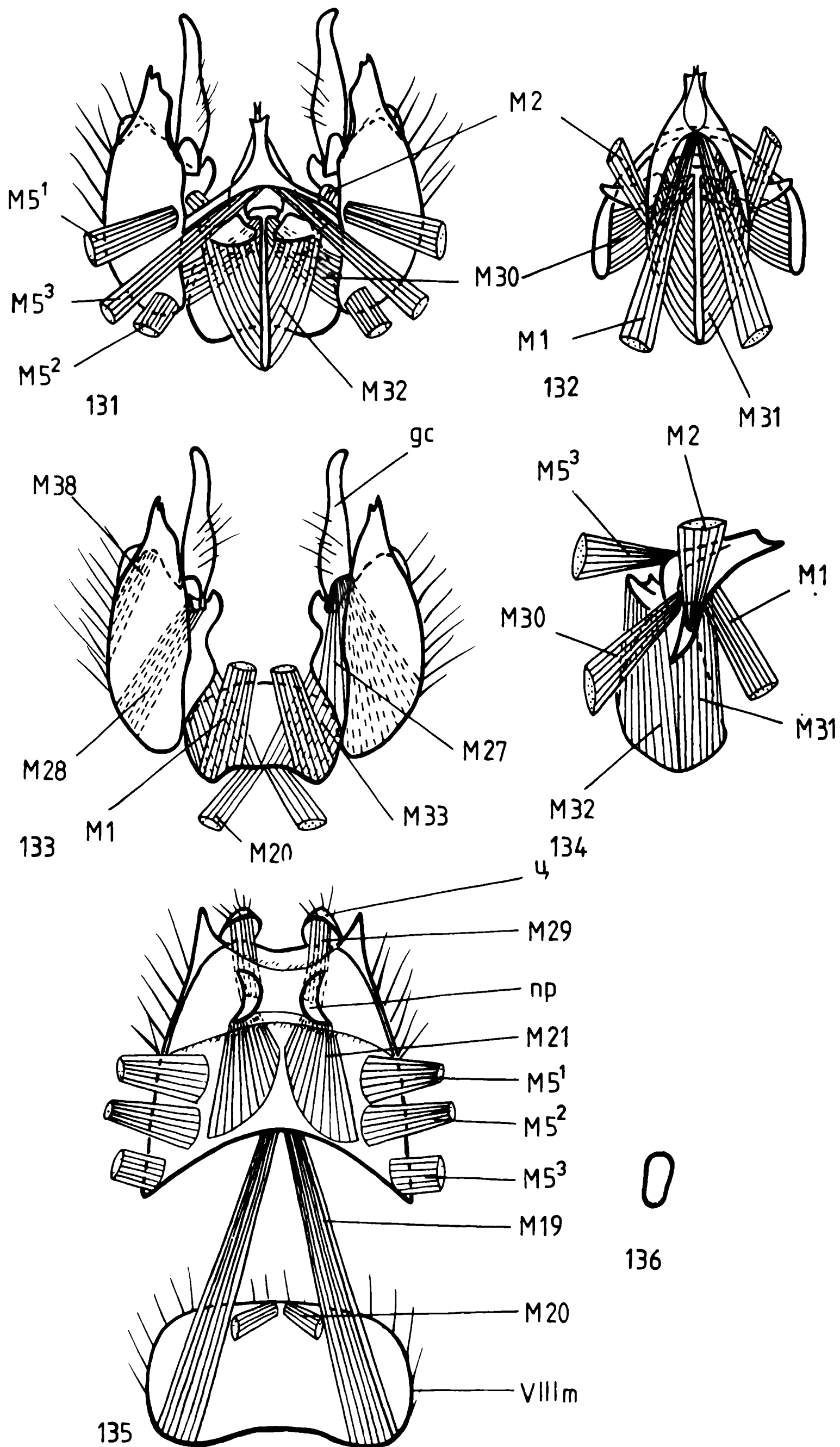


Рис. 131-136. *Dioctria harcyniae* Lw (Asilidae)

131 — гипандрій; 132 — эдеагальный комплекс, вид с вентральной стороны; 133 — гипандрій, эдеагальный комплекс удален, слева удалена M27, справа M28 и M58; 134 — эдеагальный комплекс, вид сбоку; 135 — эпандрій и VIII тергит; 136 — VIII стернит

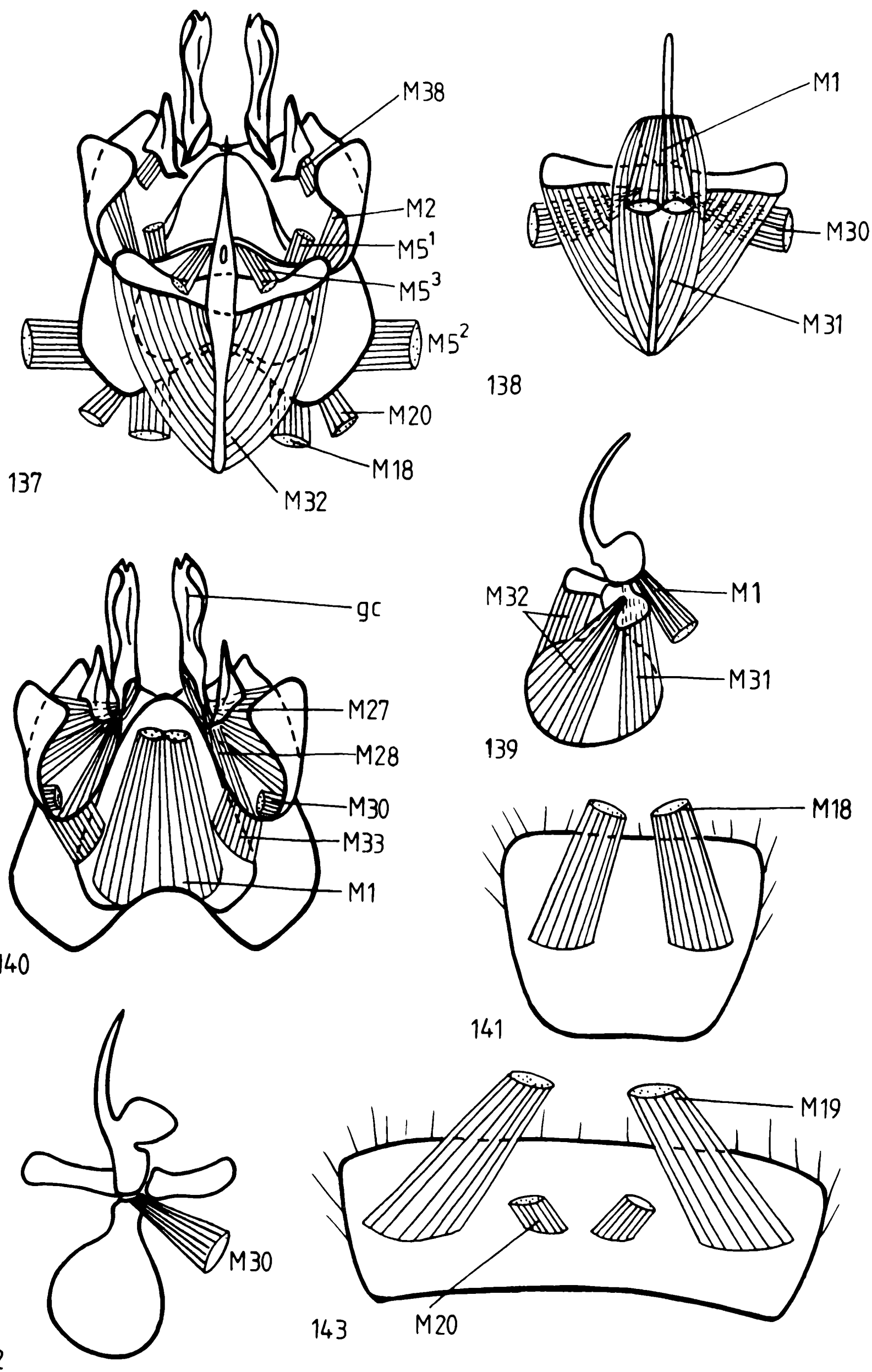


Рис. 137–143. *Leptogaster cylindrica* Degeer (Asilidae)

137 — гипандрій; 138 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 139 — эдегальный комплекс, вид сбоку; 140 — гипандрій; эдегальный комплекс удален; 141 — VIII стернит; 142 — эдегальный комплекс, вид сбоку, мышцы M1, M31, M32 удалены; 143 — VIII тергит

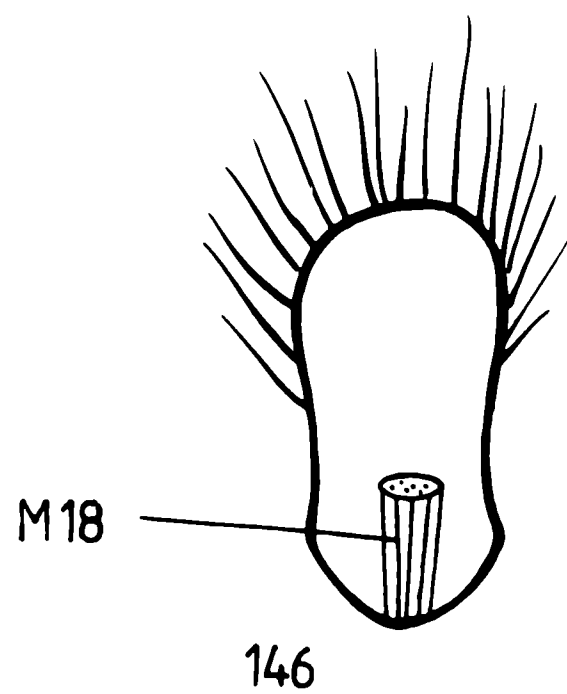
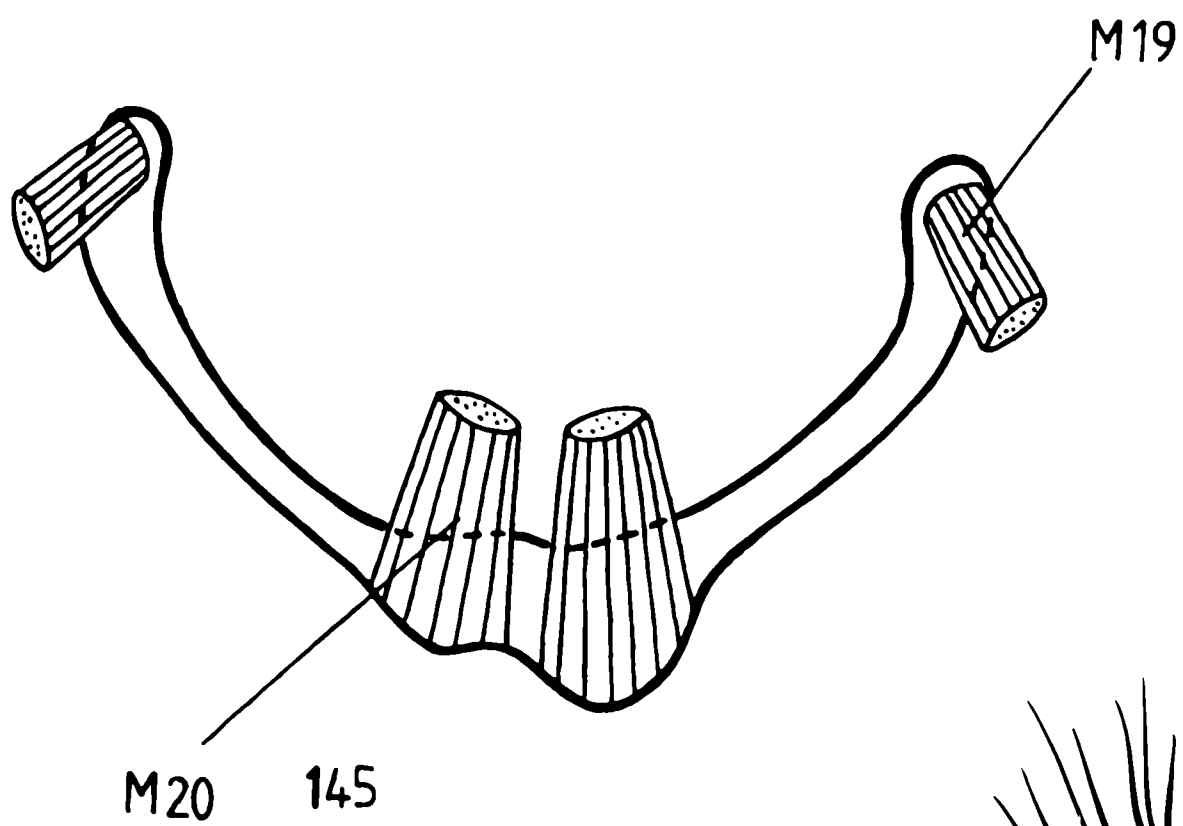
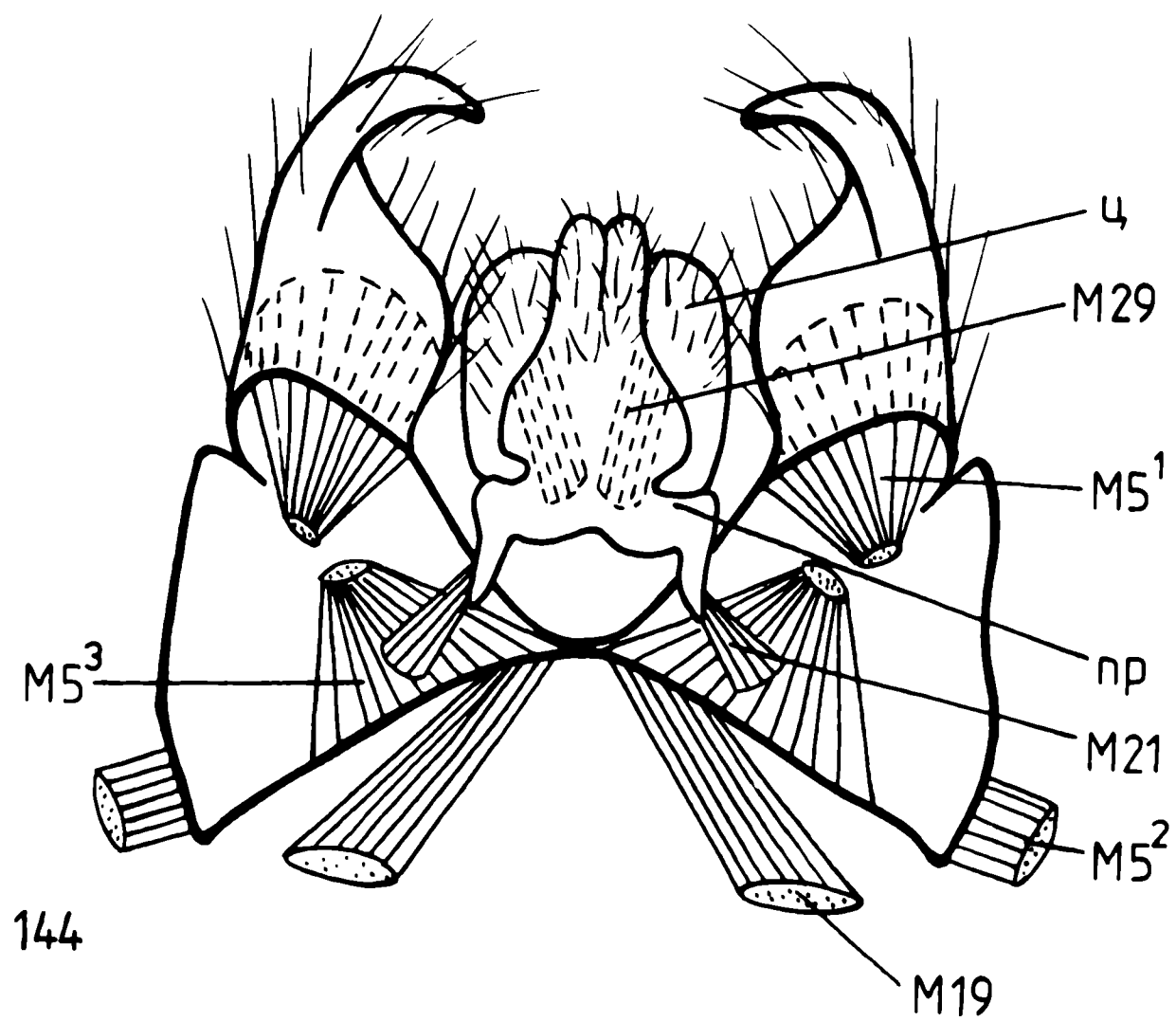


Рис. 144—146. 144 — *Leptogaster cylindrica* Degeer (Asilidae). Эпандрий
145—146 *Choerades amurensis* Hermann (Asilidae) 145 — VIII тергит;
146 — VIII стернит

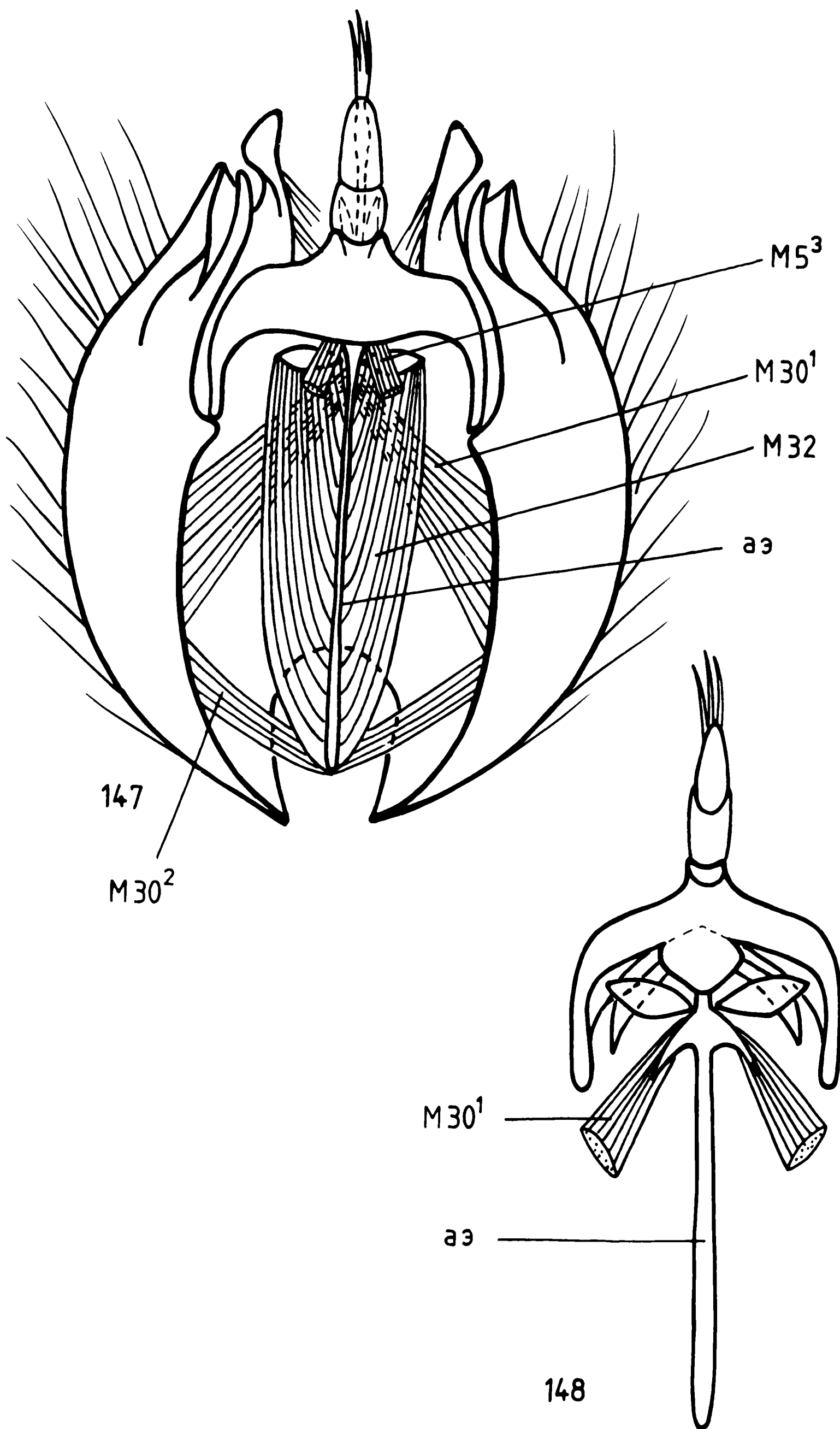


Рис 147 148. *Choerades amurensis* Hermann (Asilidae):
 147 гнатоподий; 148 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны,
 $M1$, $M30^2$ $M31$, $M32$ и $M5^3$ удалены

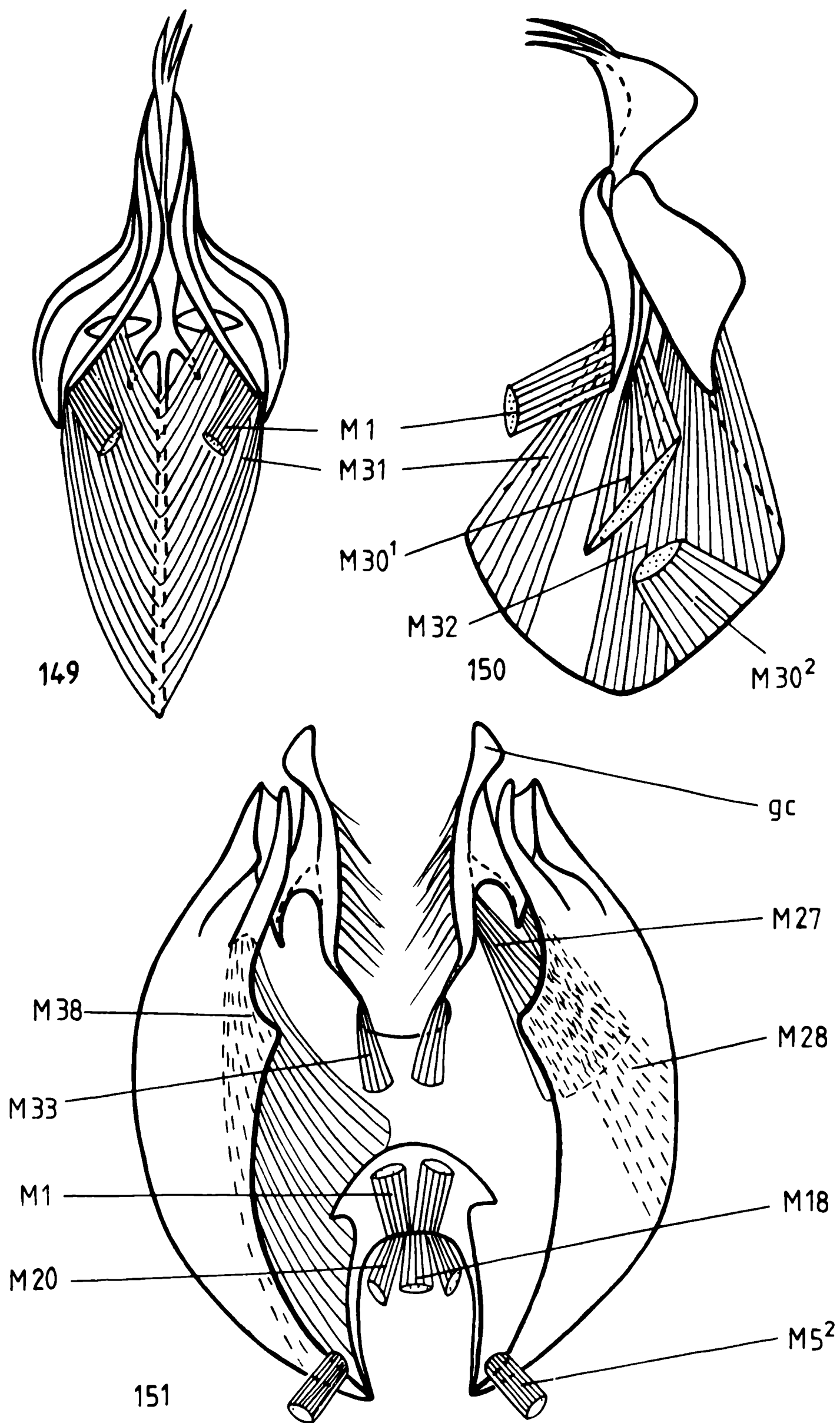


Рис. 149—151 *Choerades amurensis* Hermann (Asilidae):
 149 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 150 — эдегальный комплекс, вид сбоку; 151 — гипандрей, эдегальный комплекс удален, слева удалены M27 и M28, справа — M38

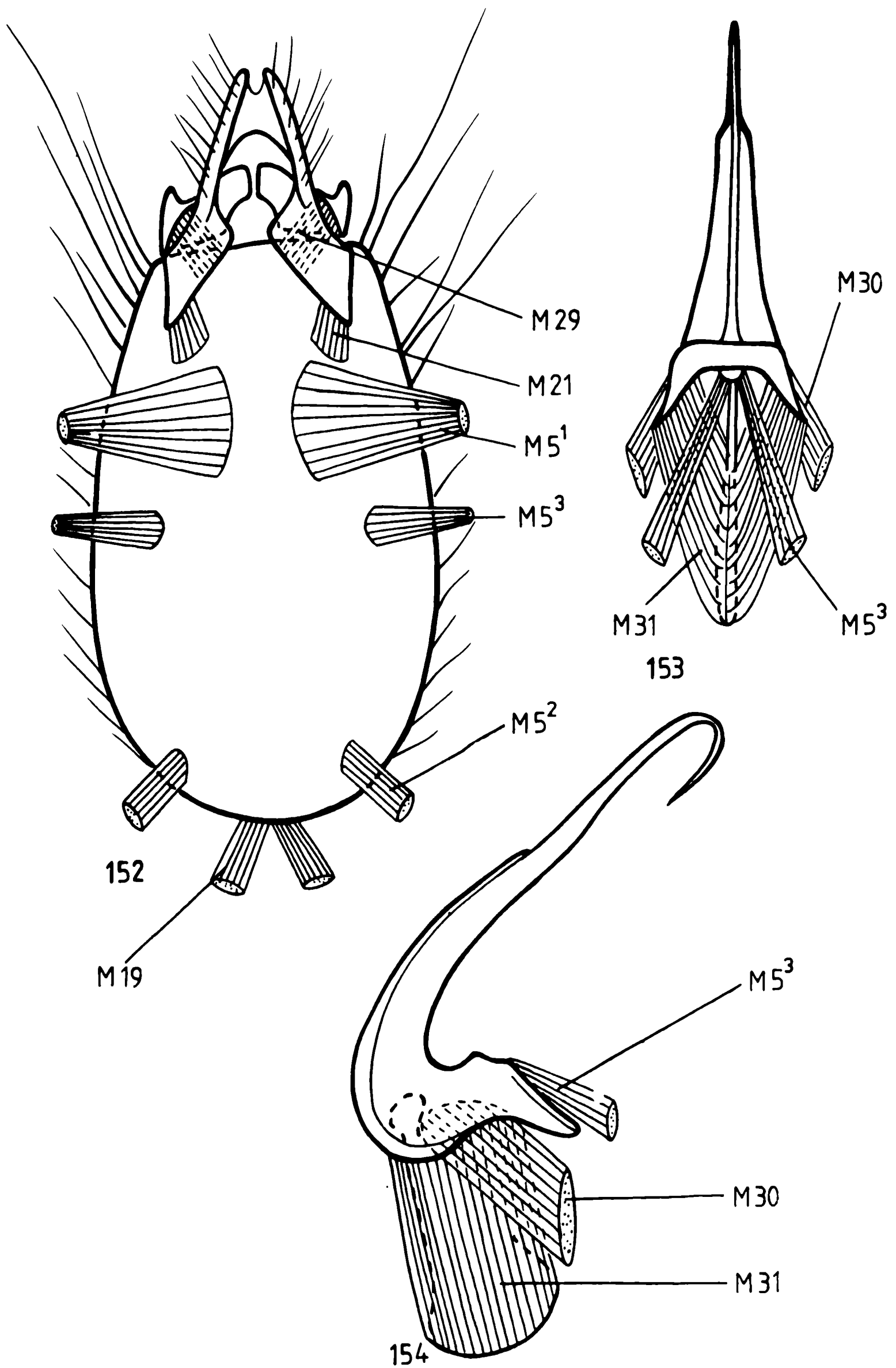


Рис. 152—154. 152 — *Choerades amurensis* Hermann (Asilidae) Эпандрий
 153—154 *Neoitamus navasardiani* Richter (Asilidae): 153 — эдегальный
 комплекс, вид с дорсальной стороны; 154 — эдегальный комплекс, вид сбоку

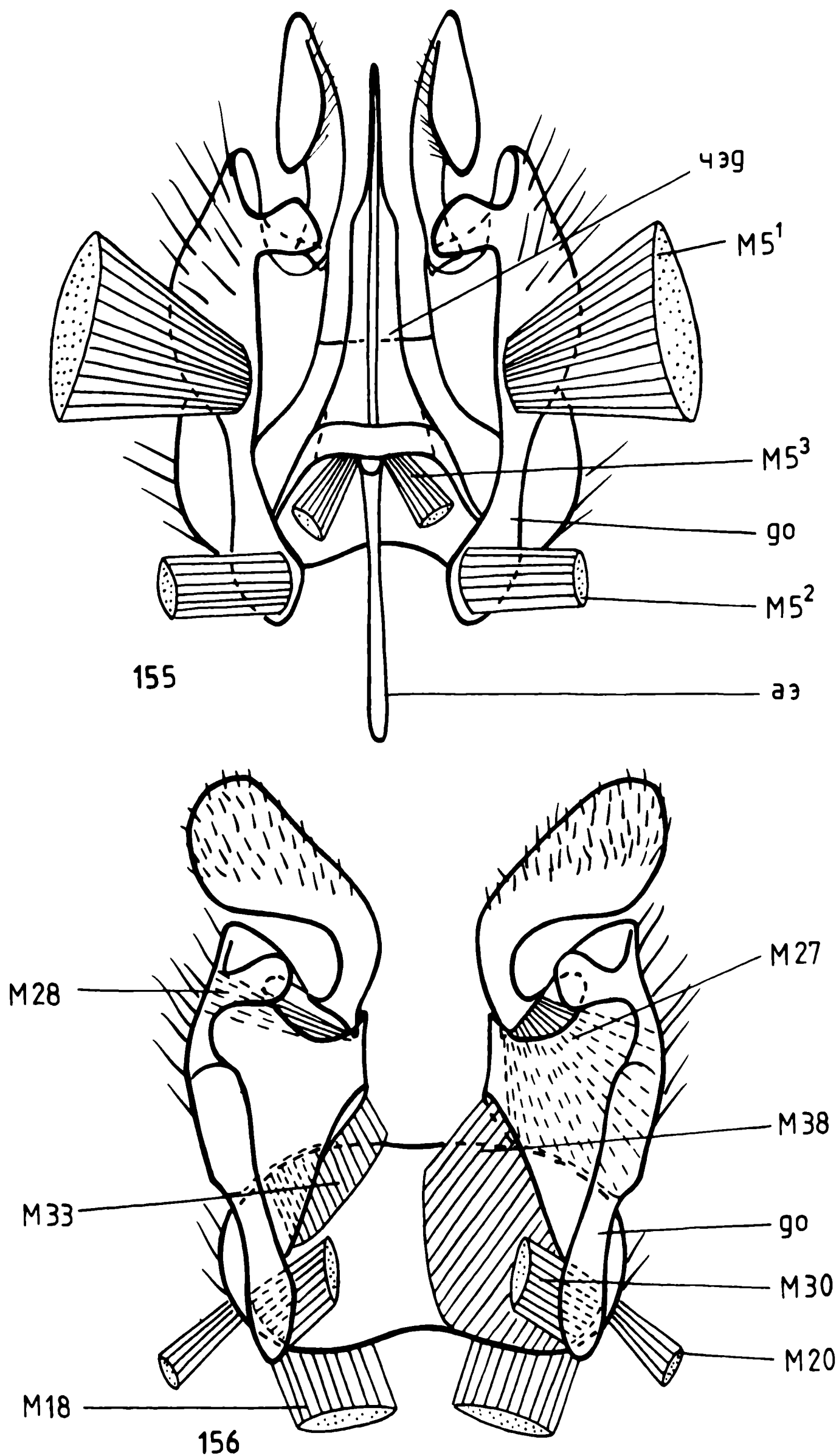


Рис. 155—156. *Neoitamus navasardiani* Richter (Asilidae):
 155 гипандрій; 156 — гипандрій, эдегальный комплекс удален, слева удалена M27 и M38, справа M28

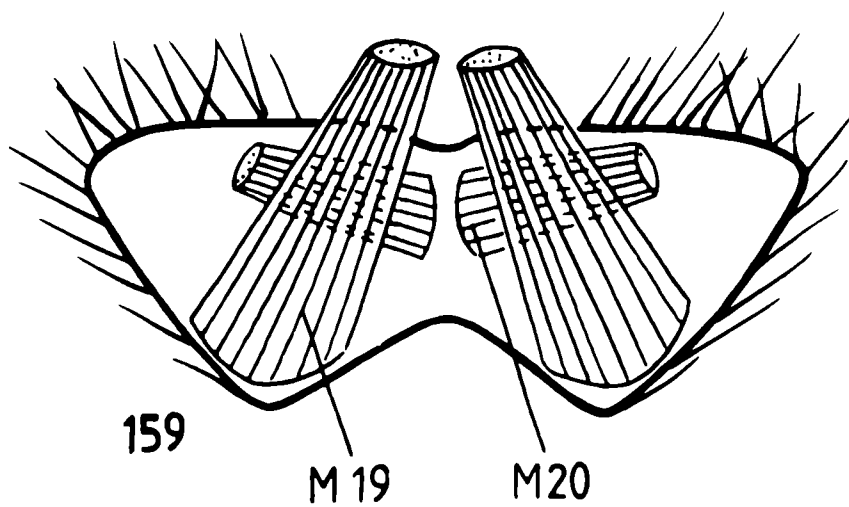
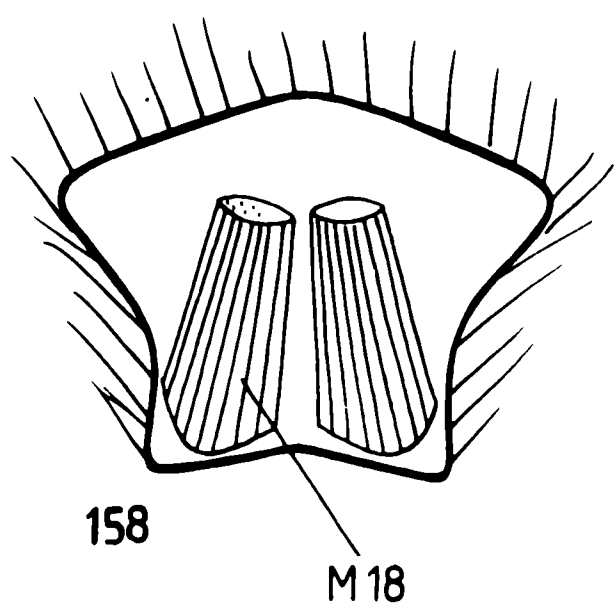
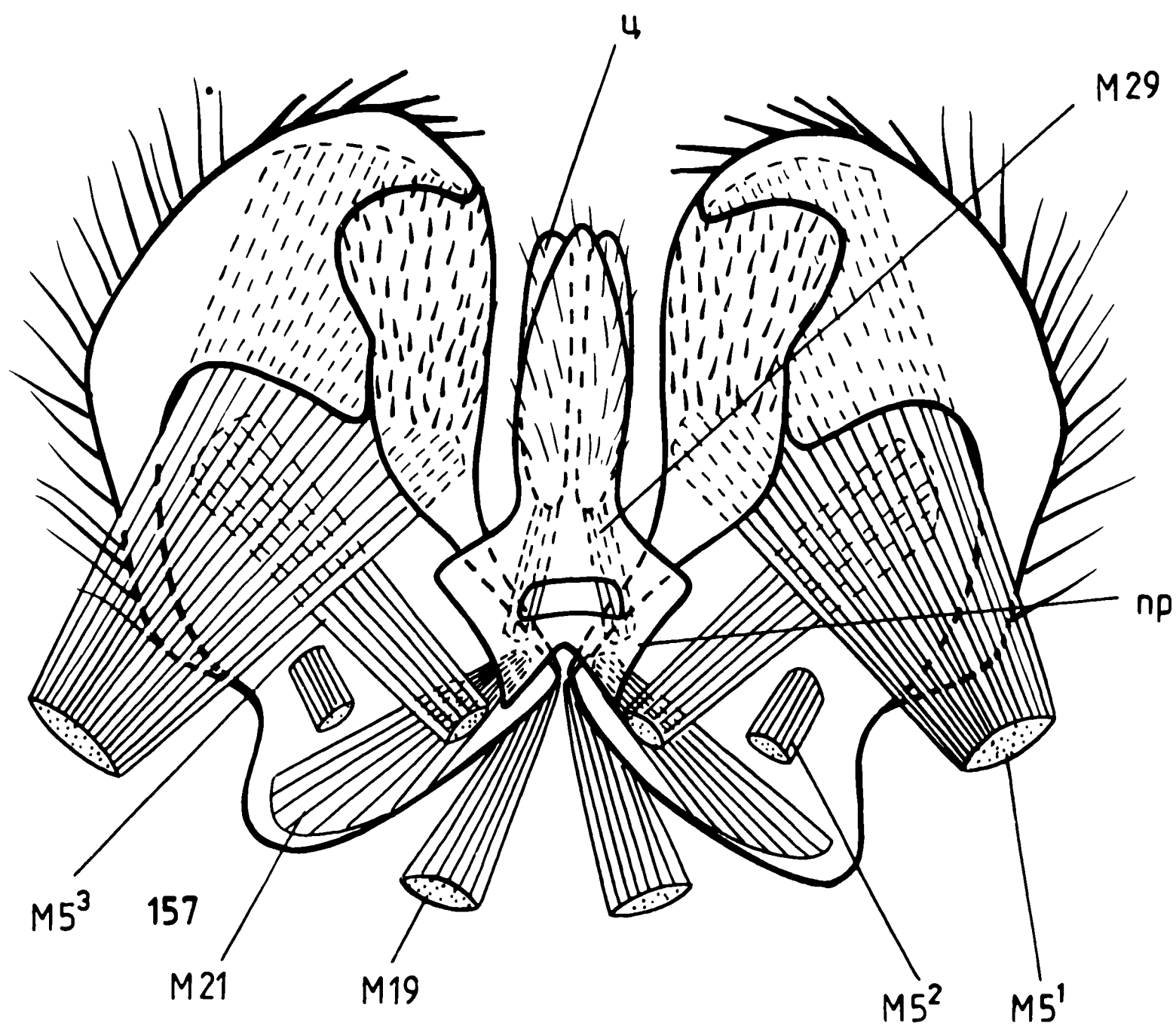


Рис 157 — 159. *Neoitamus navasardiani* Richter (Asilidae)
 157 — эандри 158 — VIII стернит; 159 — VIII тергит

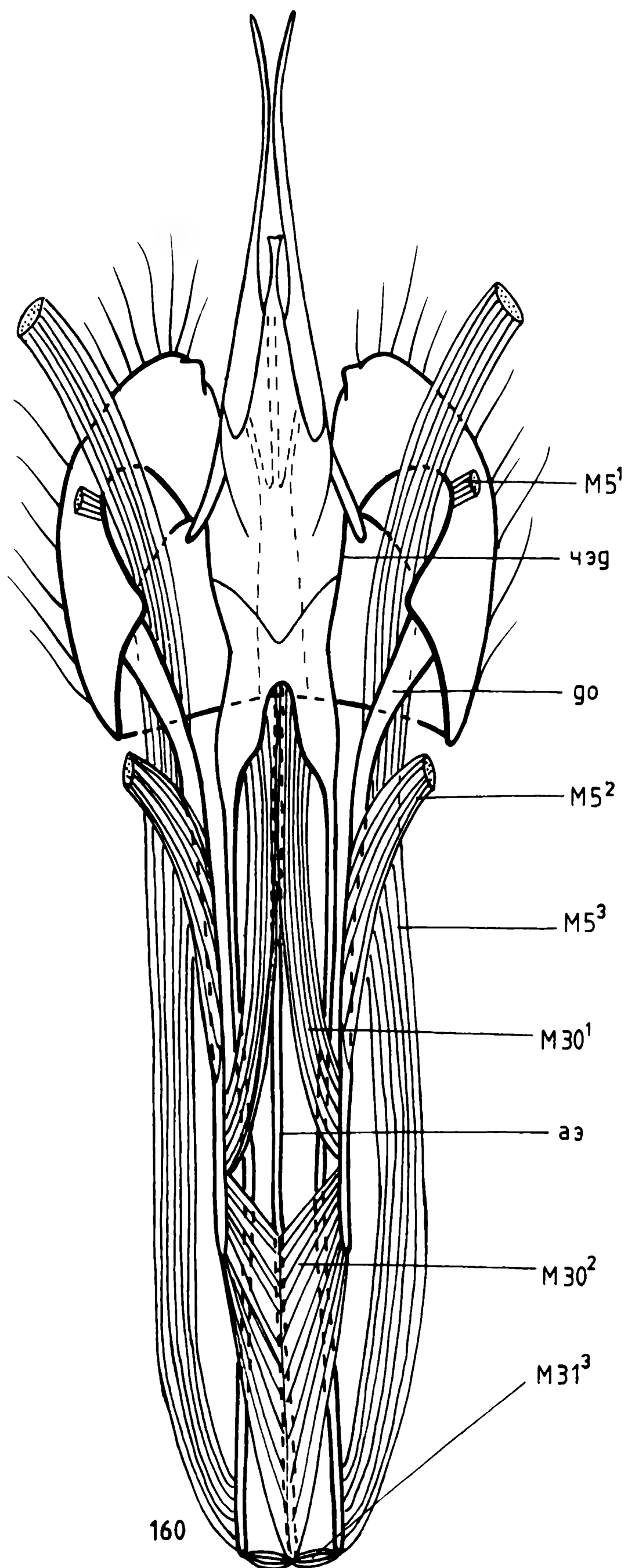


Рис. 160. *Trypanoides testaceipes* Мсқ. (Asilidae)
Гипандрій

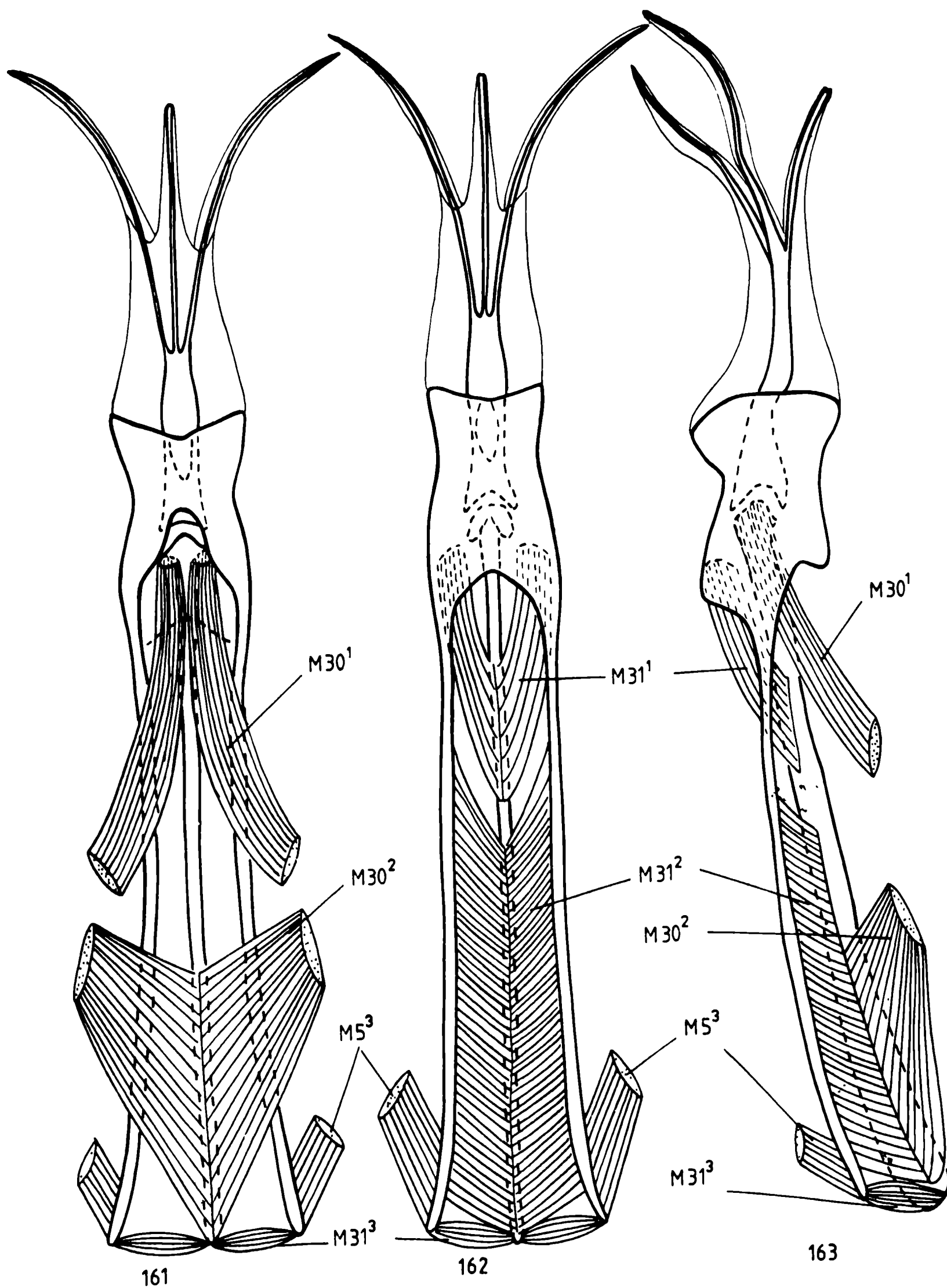


Рис. 161—163. *Trypanoides testaceipes* Mcq. (Asilidae):
 161 — эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны; 162 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 163 — эдегальный комплекс, вид сбоку

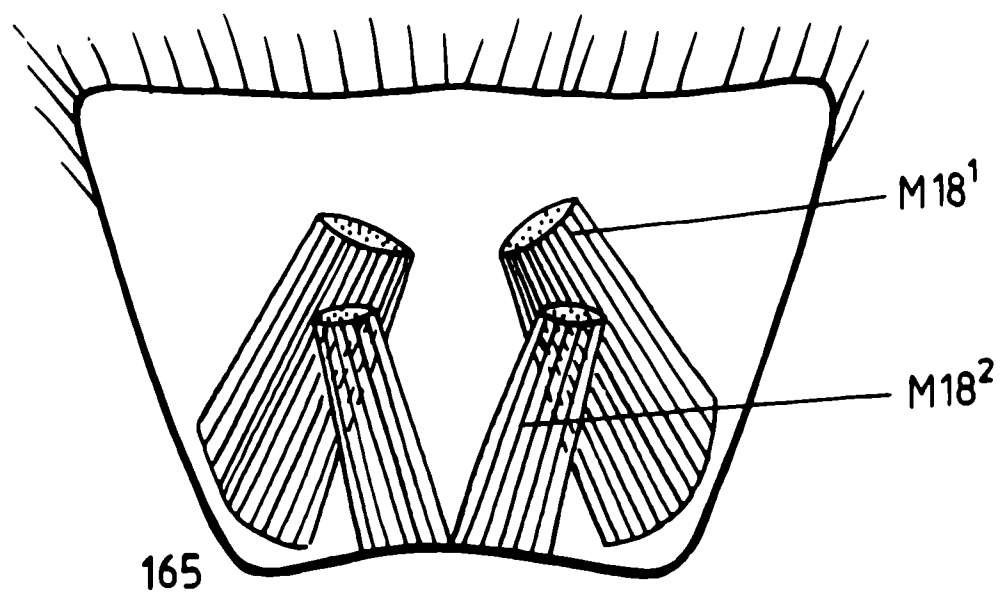
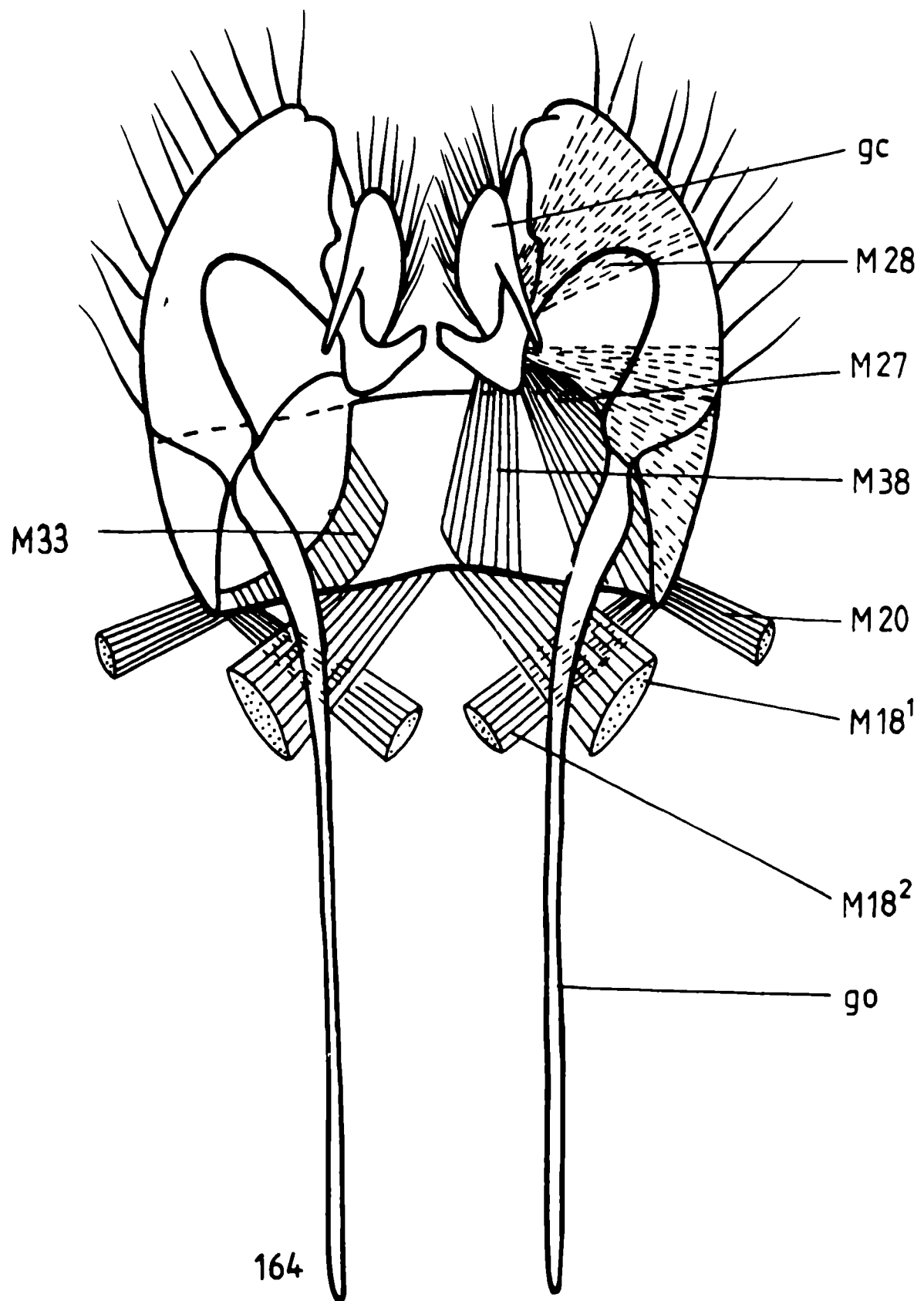
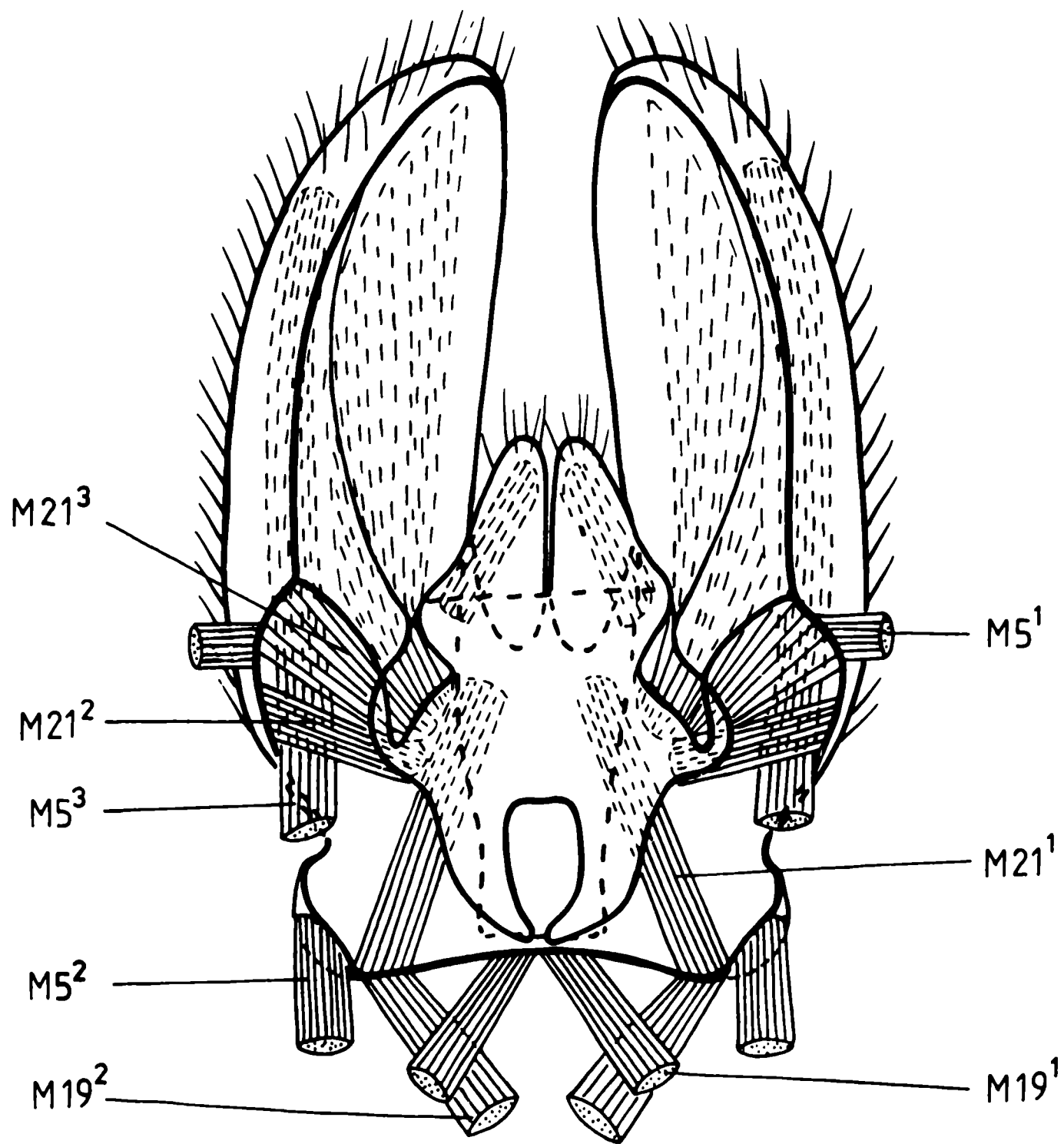
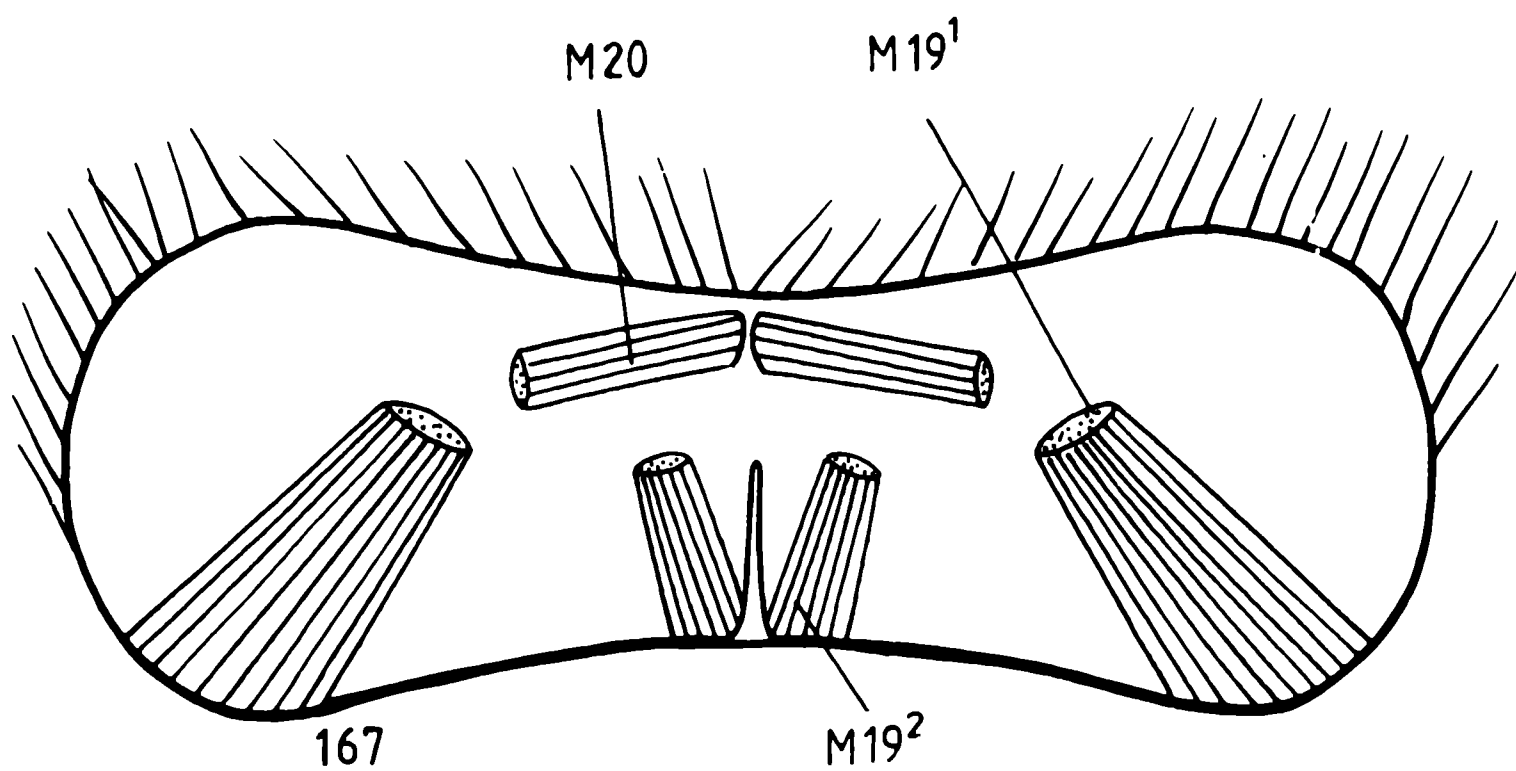


Рис. 164—165. *Trypanoides testaceipes* Mcq. (Asilidae):
 164 — гипандрий, эдегальный комплекс удален, слева удалены
 M27, M28 и M38, справа M33; 165 — VIII стернит



166



167

Рис. 166—167 *Trypanoides testaceipes* Mcq. (Asilidae):
166 — эпандрий; 167 — VIII тергит

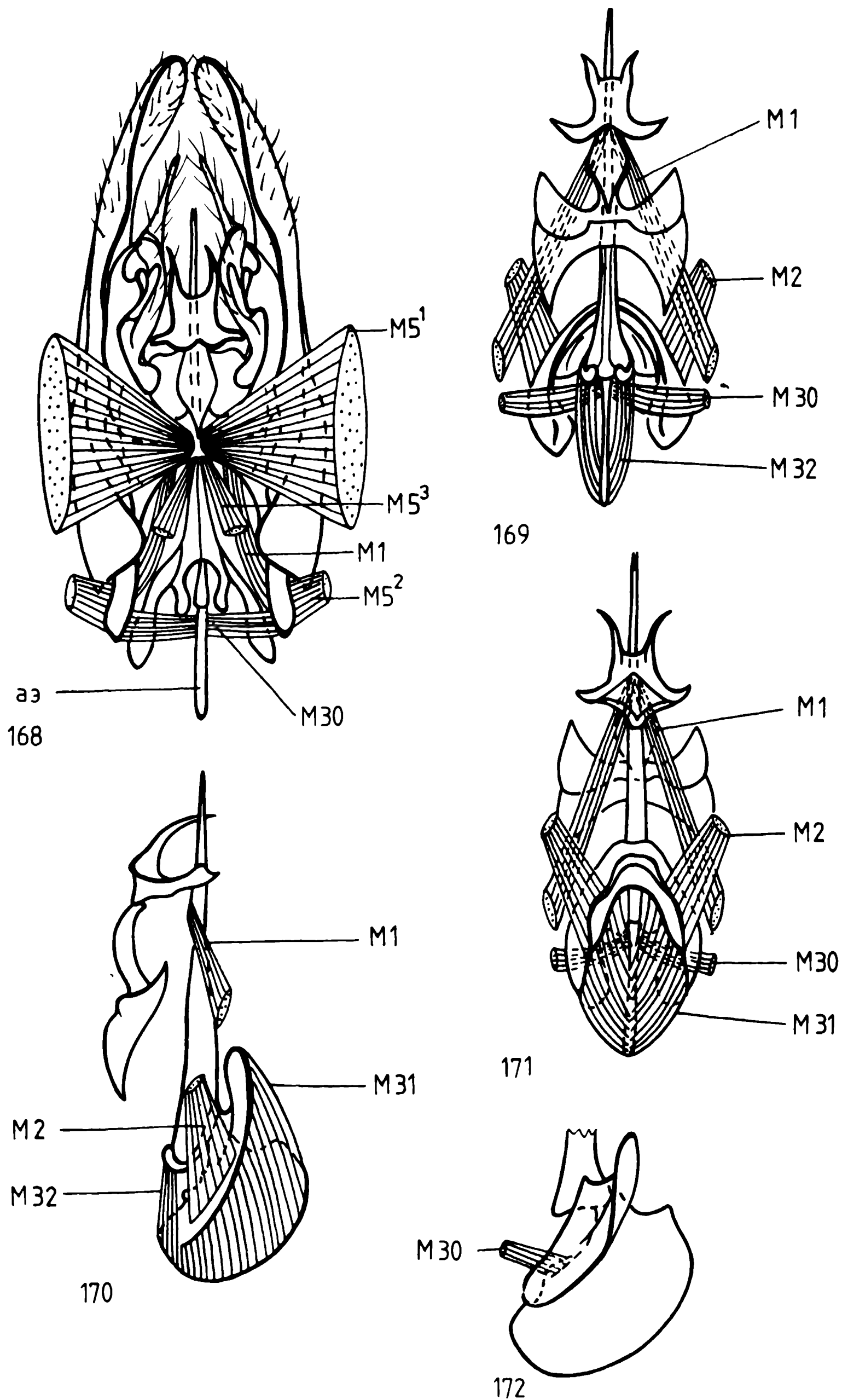


Рис 168-172. *Apiocera spectabilis* Cazier (Apioceridae)

168 гипандрей, 169 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны, 170 эдегальный комплекс, вид сбоку; 171 эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 172 аподема эякулятора, мышца M30

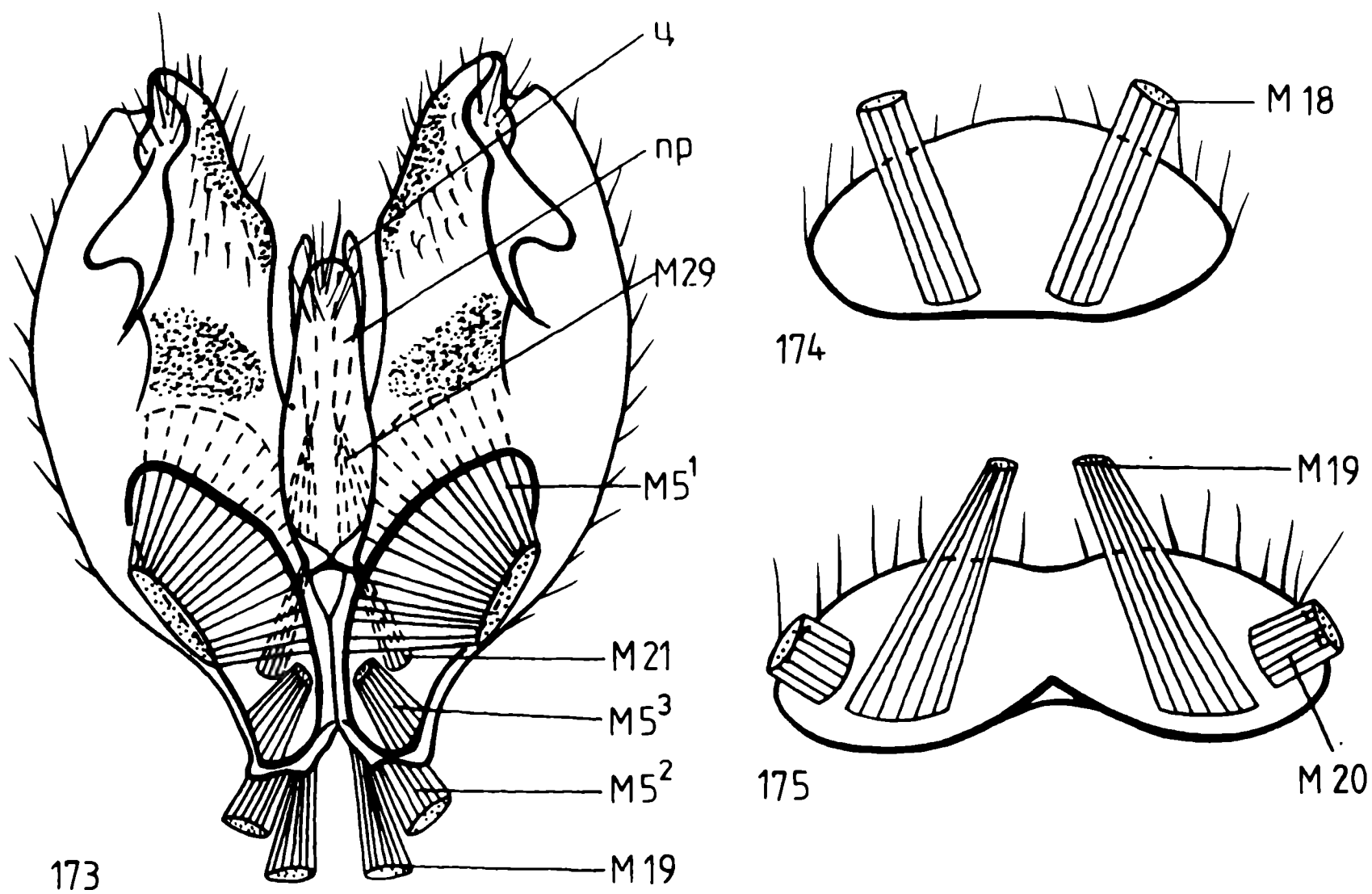


Рис. 173–176. *Apiocera spectabilis* Cazier (Apioceridae)
 173 — эпандрий; 174 — VIII стернит; 175 — VIII тергит; 176 — гипандрий, эдеа-
 гальный комплекс удален, правая половина гипандрия развернута, мышцы M27,
 M28 и M2 удалены

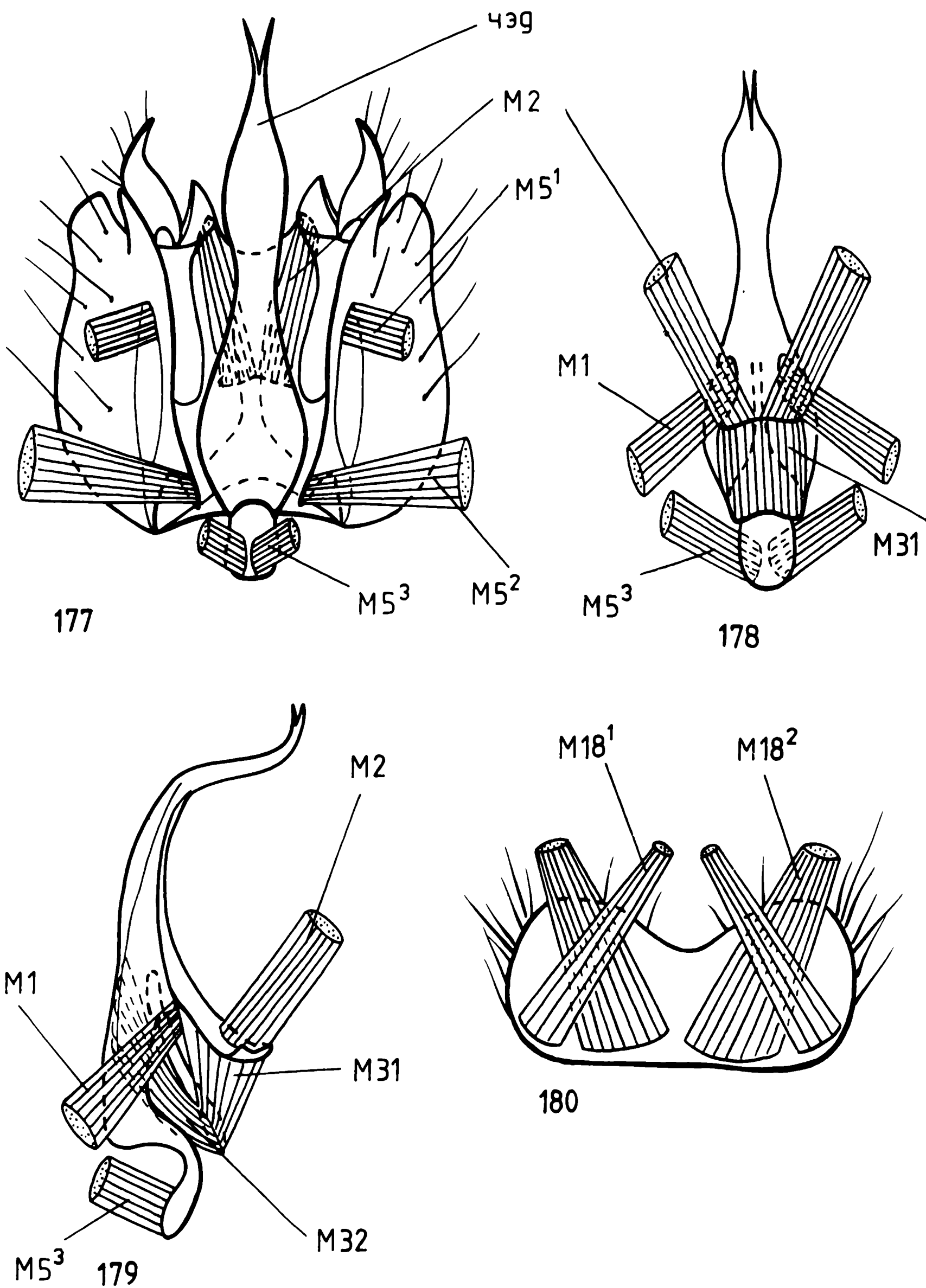


Рис. 177-180. *Euphycus bocki* Kröber (Therevidae)
 177 — гипандрей; 178 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 179 — эдегальный комплекс, вид сбоку; 180 — VIII стернит

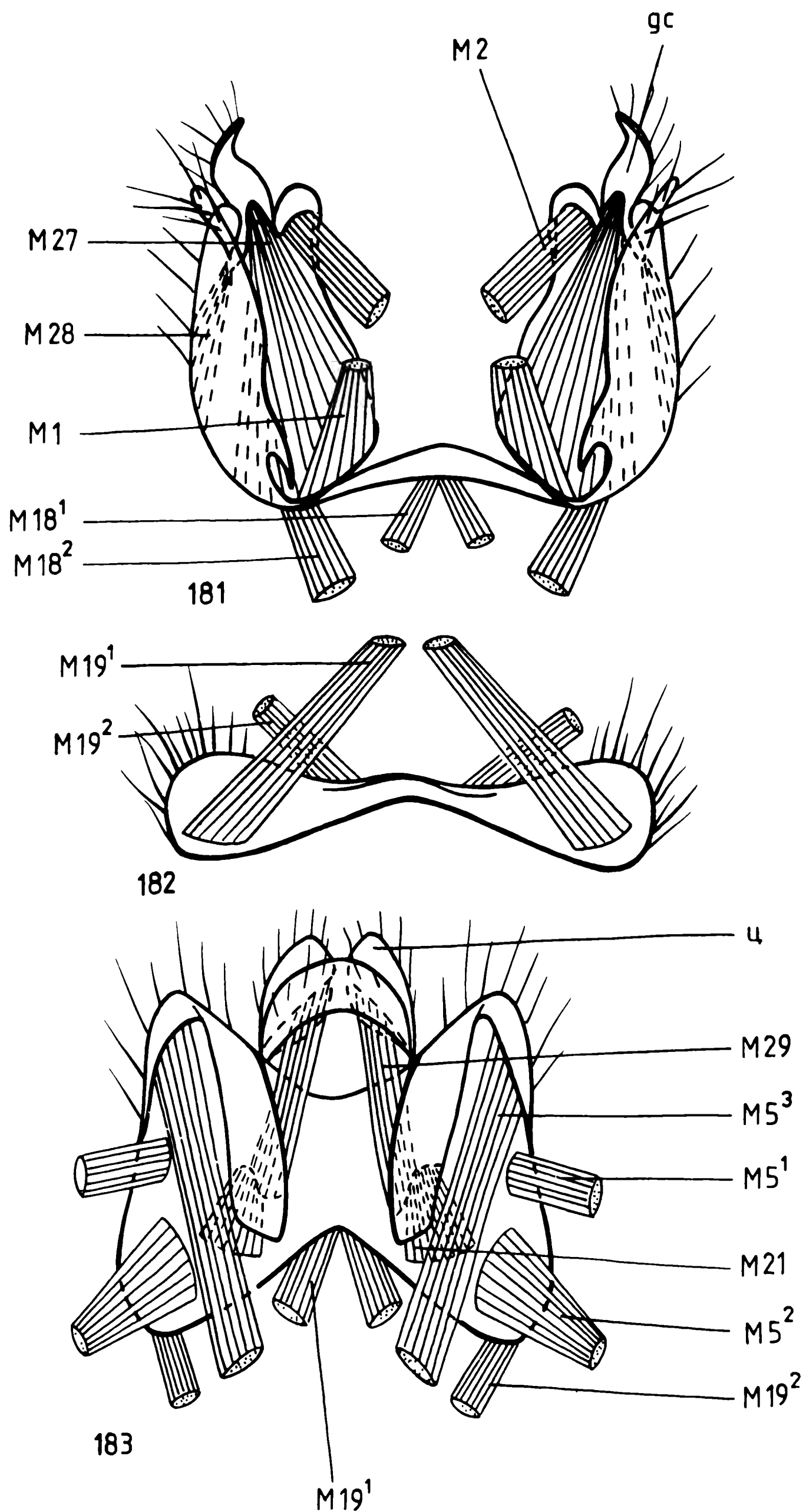


Рис. 181—183. *Euphycus bocki* Kröber (Therevidae):
 181 — гипандрій, эдегальный комплекс удален; 182 — VIII тергит;
 183 — эпандрій

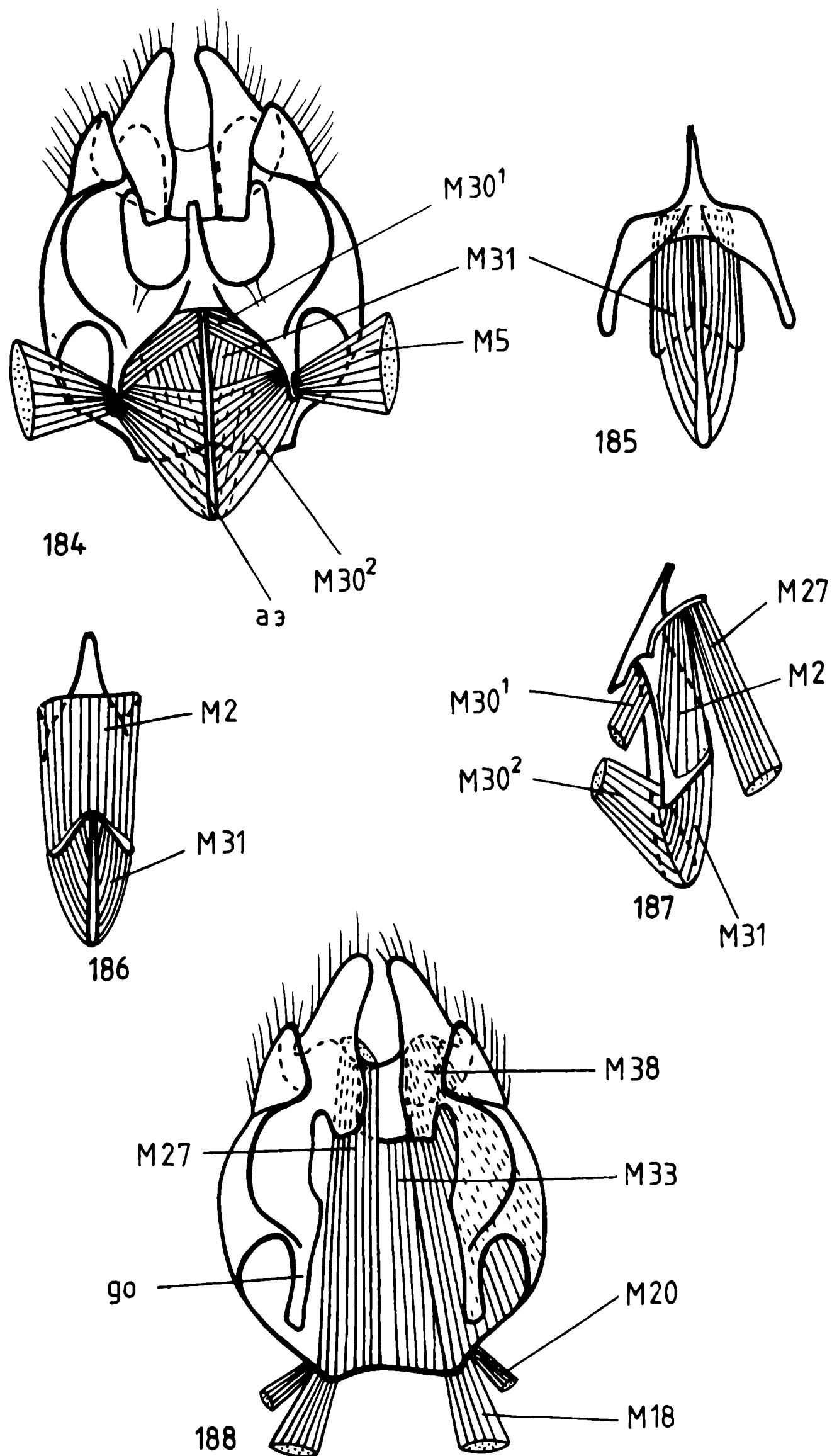


Рис. 184–188. *Perissocerus transcaspicus* Portsch. (Mydidae)
 184 – гипандрей; 185 – эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны, $M30^1$ и $M30^2$ удалены; 186 – эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 187 – эдегальный комплекс, вид сбоку; 188 – гипандрей, эдегальный комплекс удален

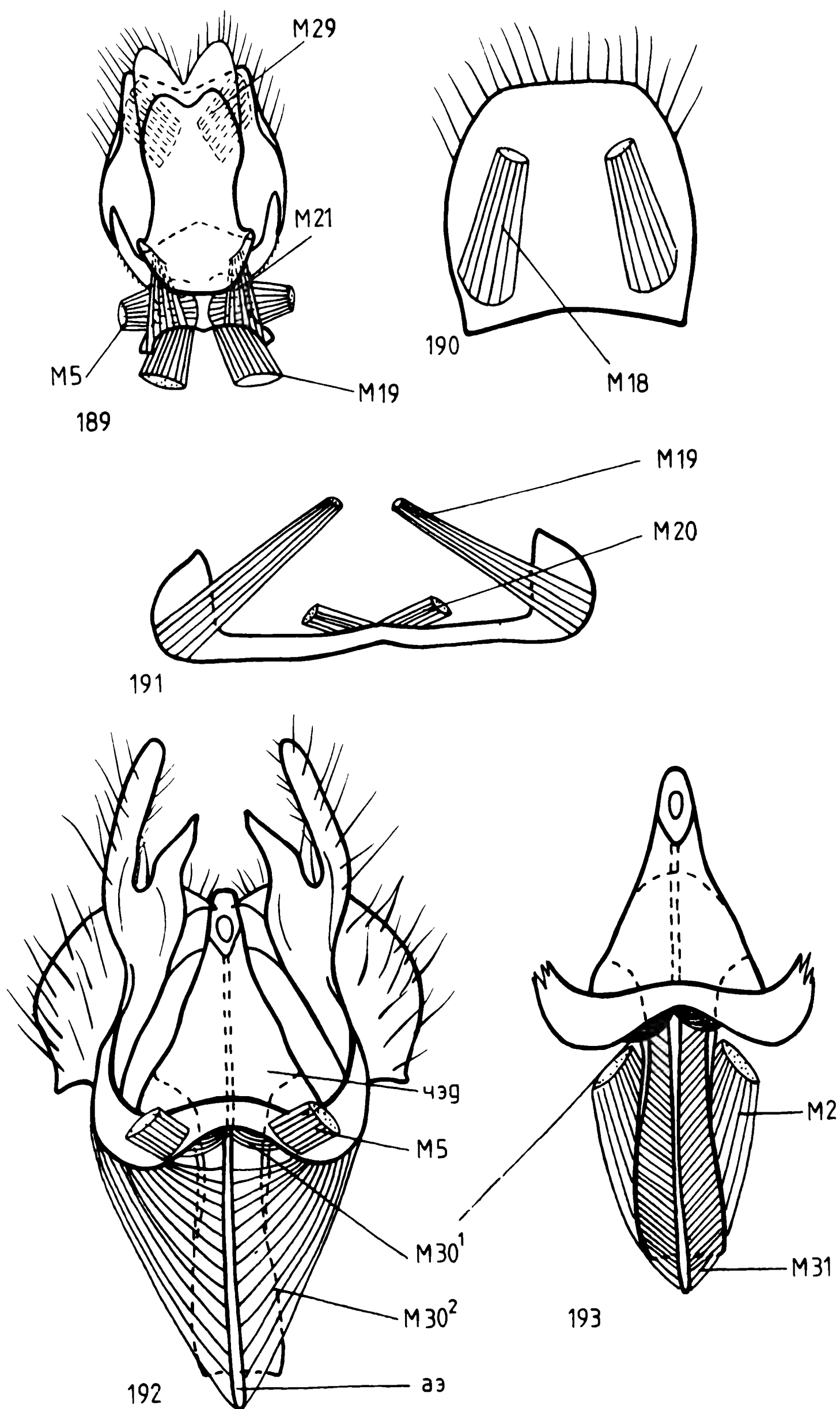


Рис. 189 193. 189 191 *Perissocerus transcaspicus* Portsch. (Mydidae)
 189 эпандрий; 190 VIII стернит; 191 VIII тергит
 192 193 *Eremomydas bek* Semenov (Mydidae), 192 гипандрий;
 193 деагальный комплекс, вид с дорсальной стороны

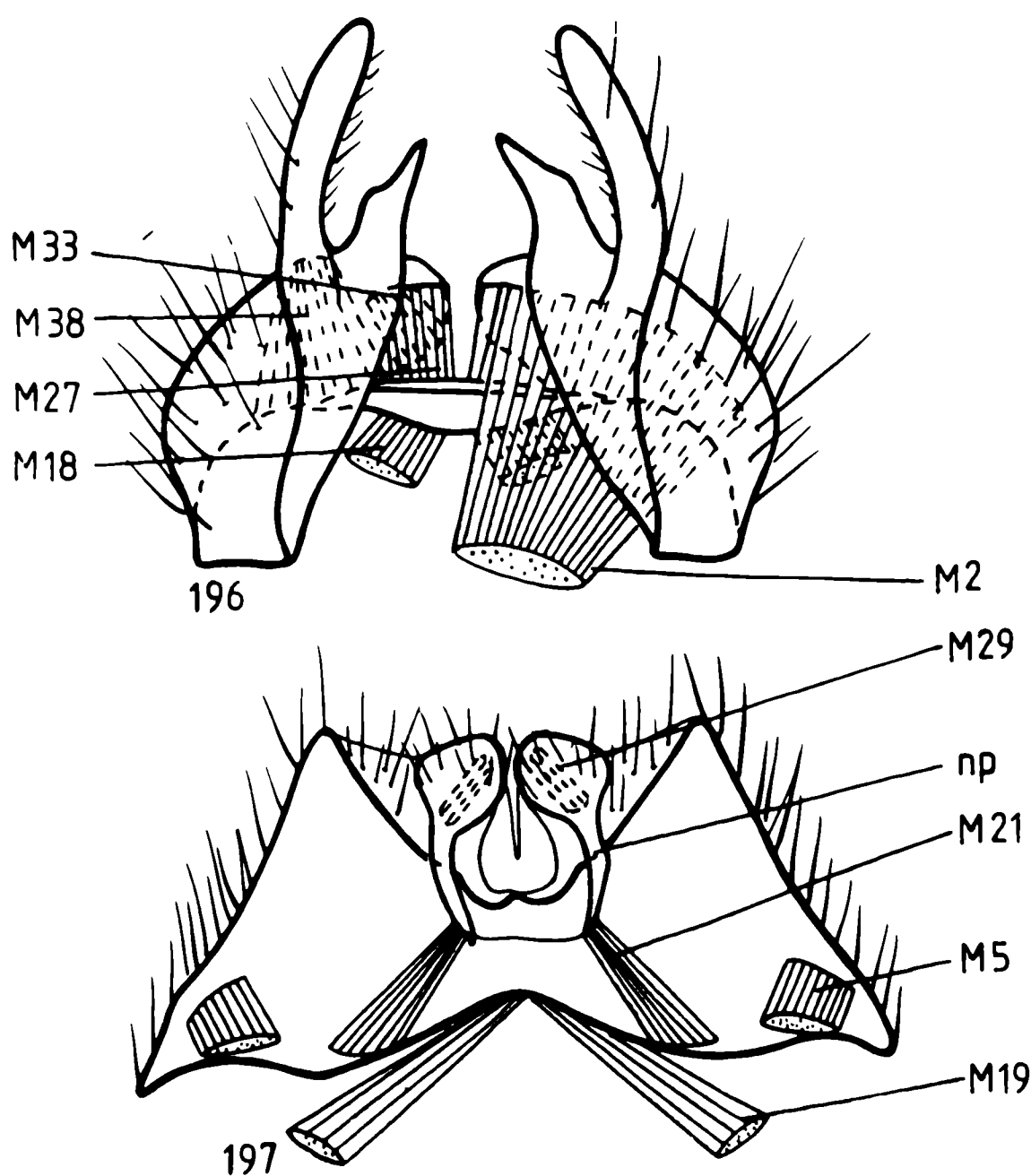
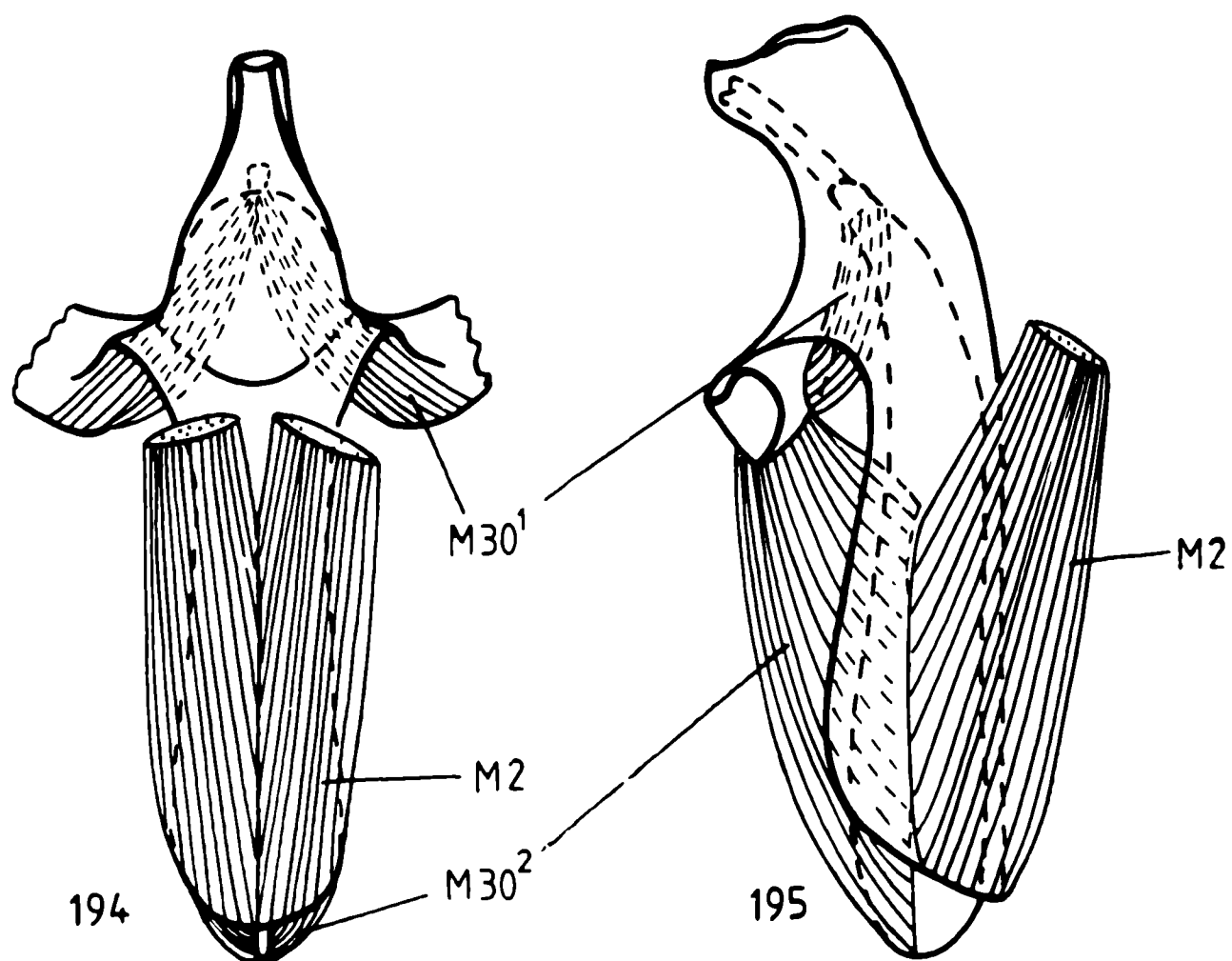


Рис. 194--197 *Eremomydas bek* Semenov (Mydidae):
 194 — эдегальный комплекс, вид с вентральной стороны; 195 —
 эдегальный комплекс, вид сбоку; 196 — гипандрей, эдегальный
 комплекс удален, слева удалены мышцы M2 и M38; 197 —
 эпандрей

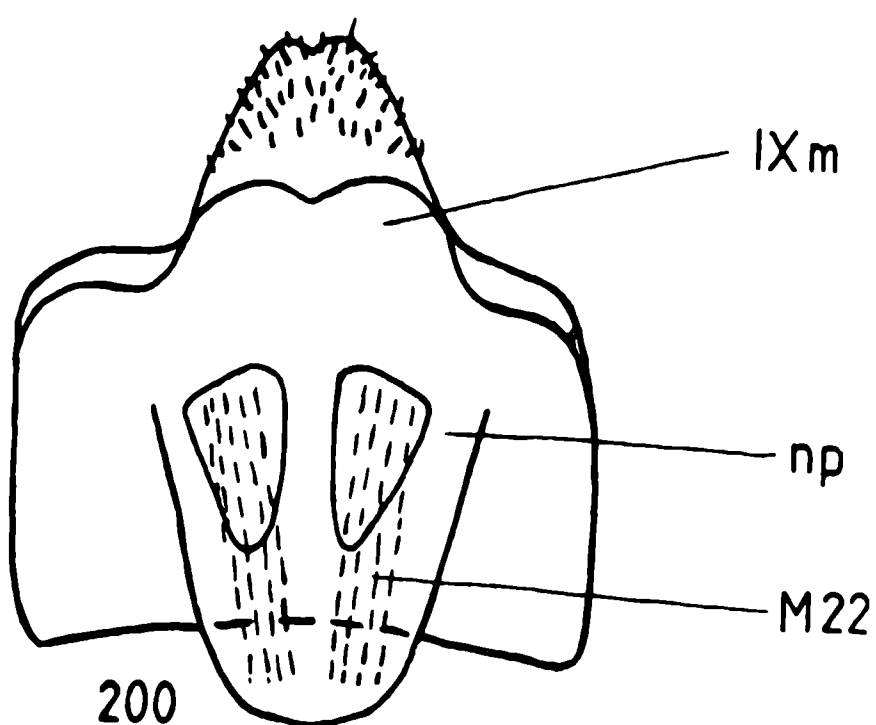
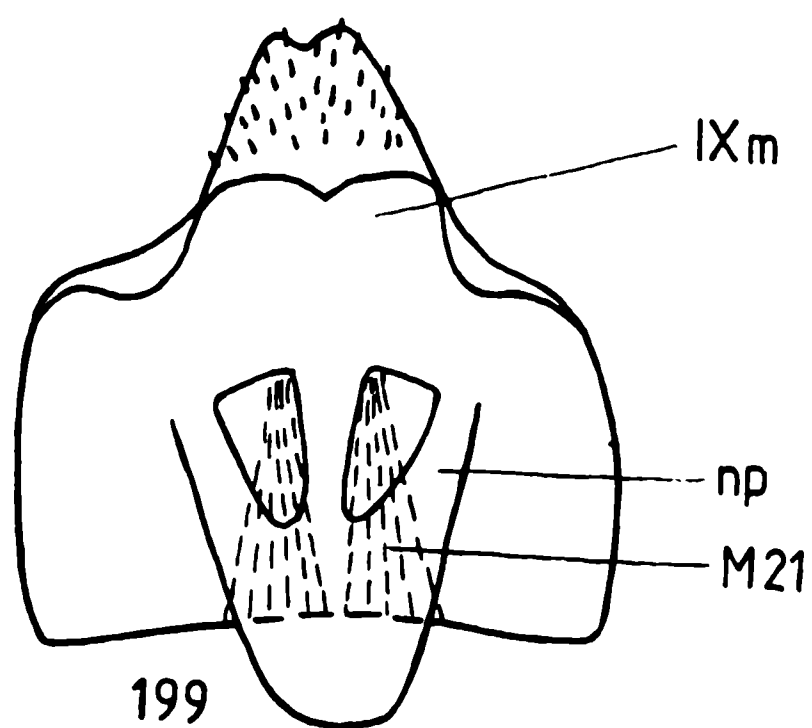
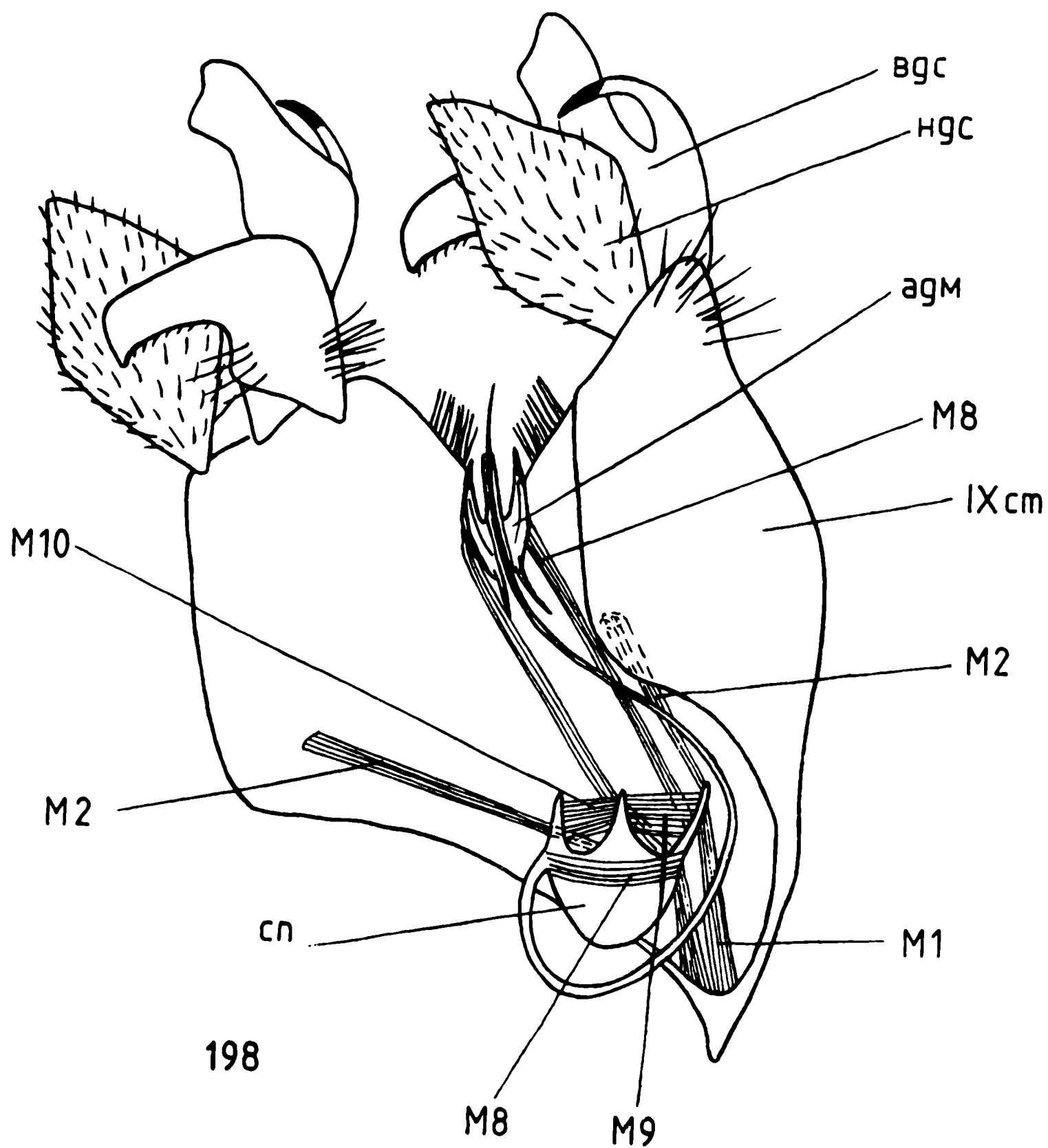


Рис. 198 – 200 *Tipula czizeki* de Jong (Tipulidae)
 198 гипандрій; 199 200 эпандрій, 199 мышцы M22 удал

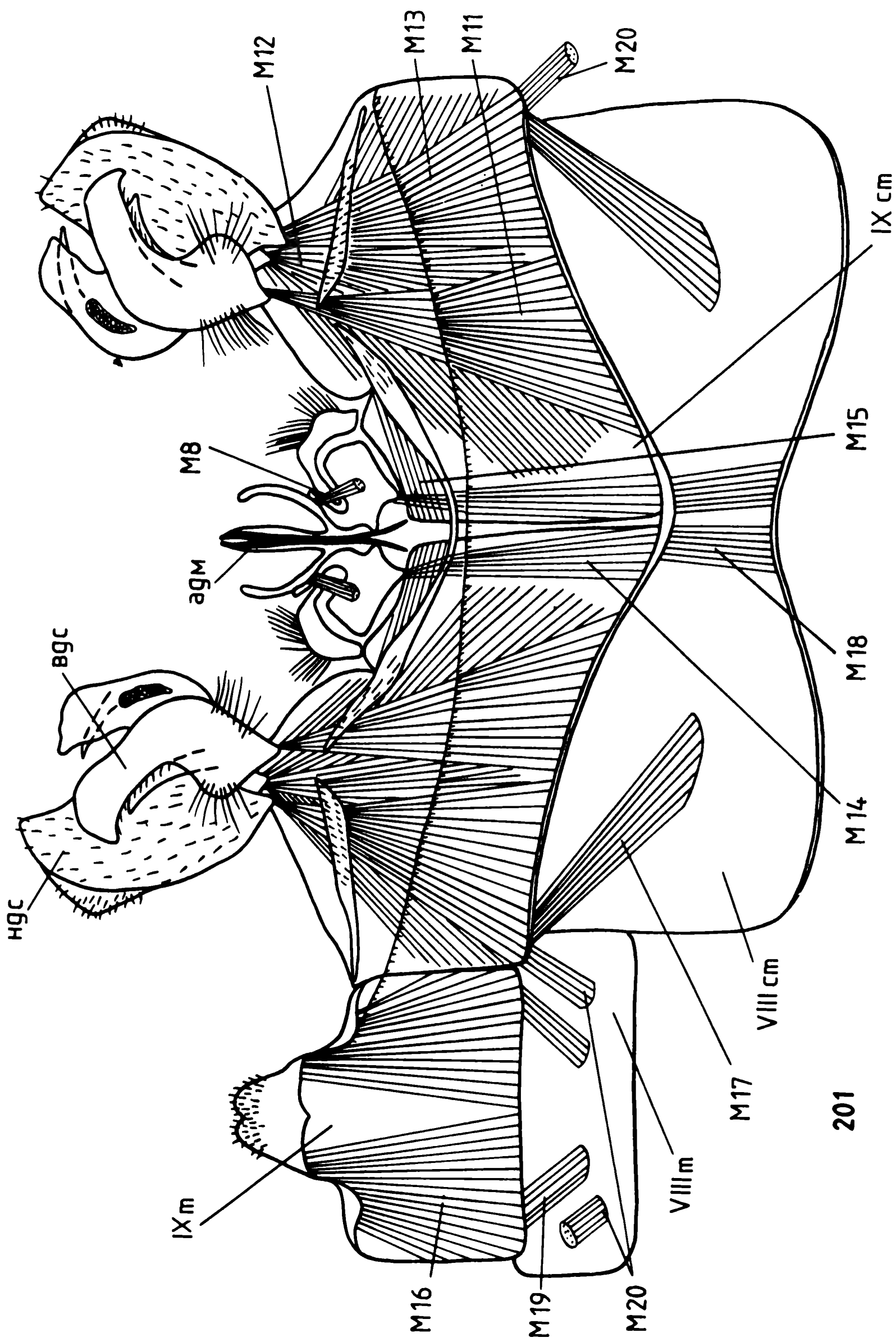


Рис. 201 *Tipula szizeki* de Jong (Tipulidae). Гипандрей и эпандрей, семенная помпа удалена

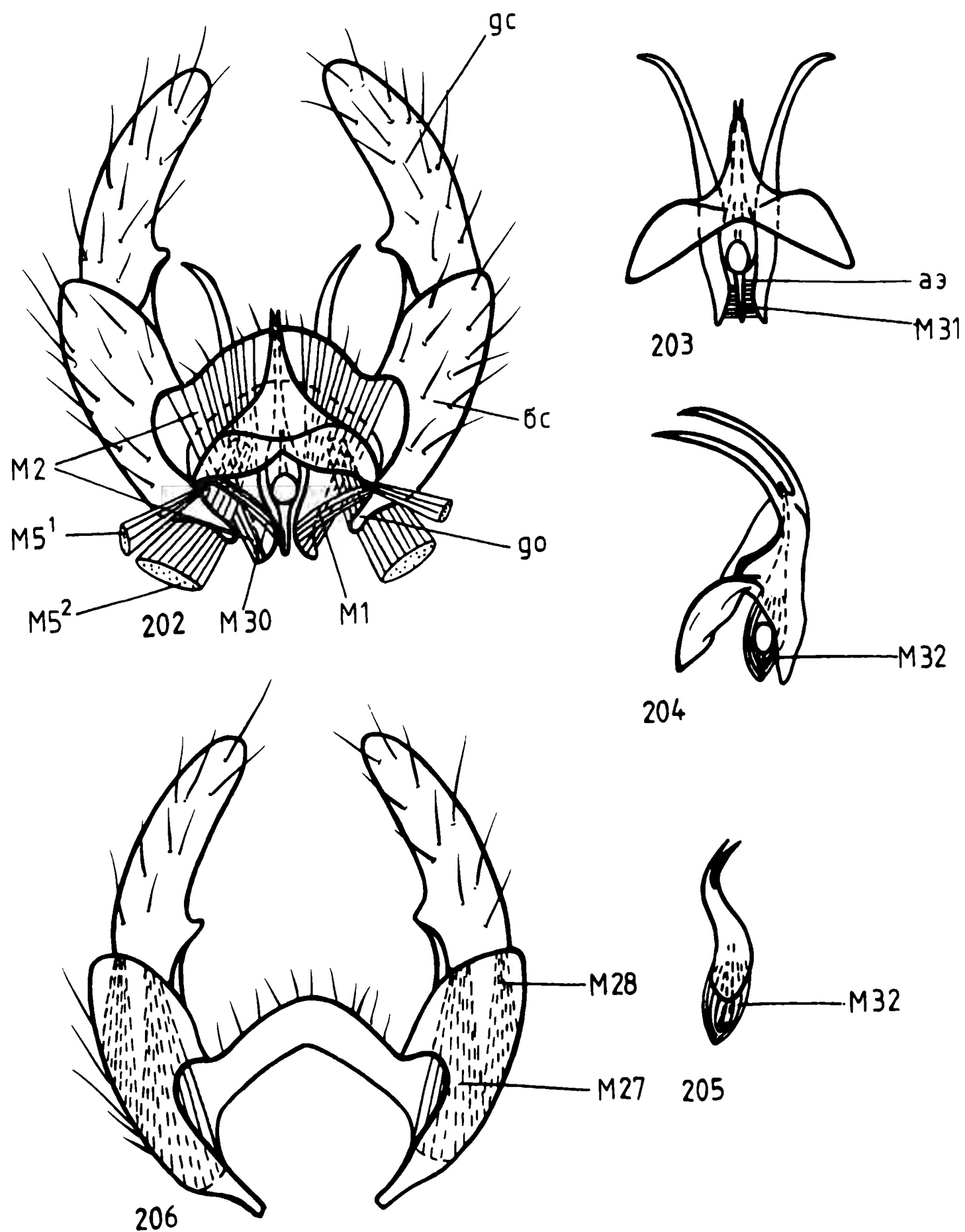


Рис. 202- 206. *Trichocera hiemalis* L. (Trichoceridae)
 202 гипандрій, справа удалена M30; 203 эдегальный комплекс, вид с дорсальной стороны; 204 эдегальный комплекс, вид сбоку, 205 эякуляторный комплекс; 206 гипандрій, эдегальный комплекс удален

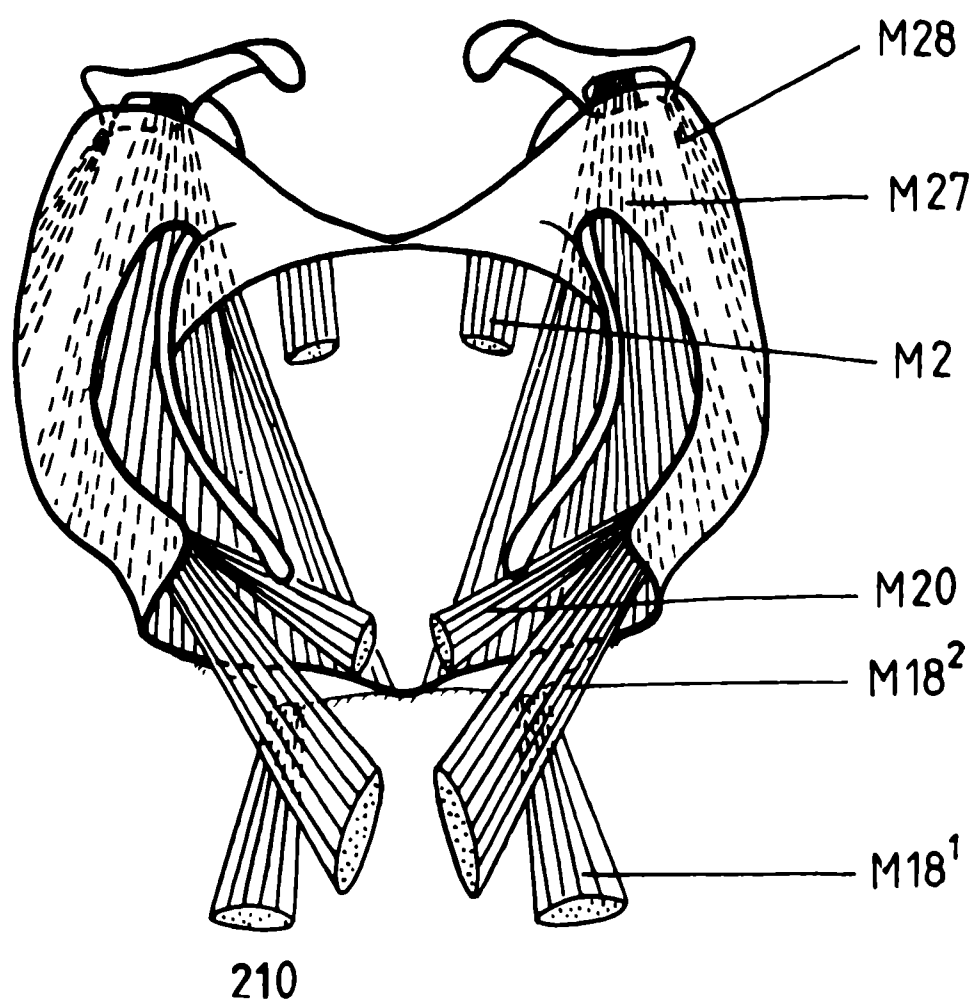
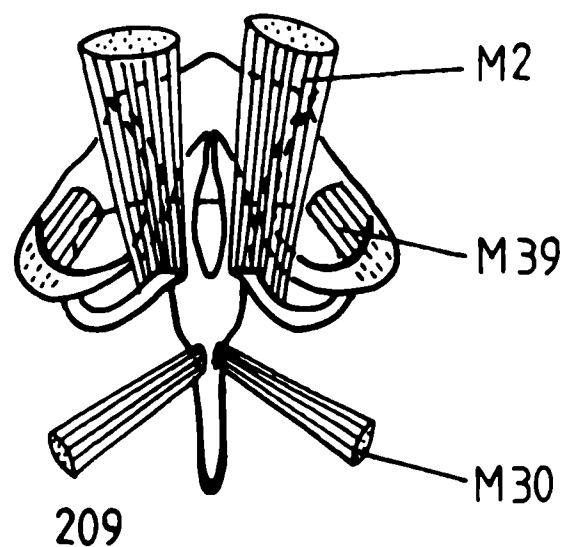
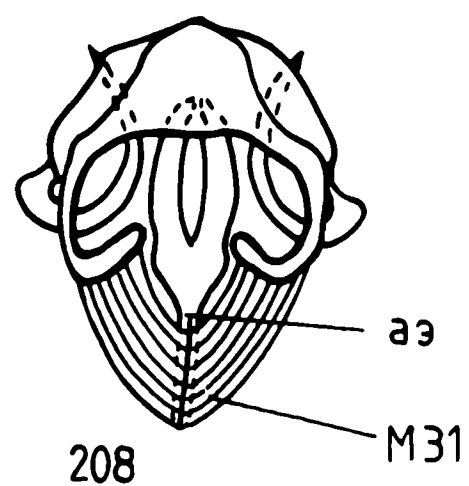
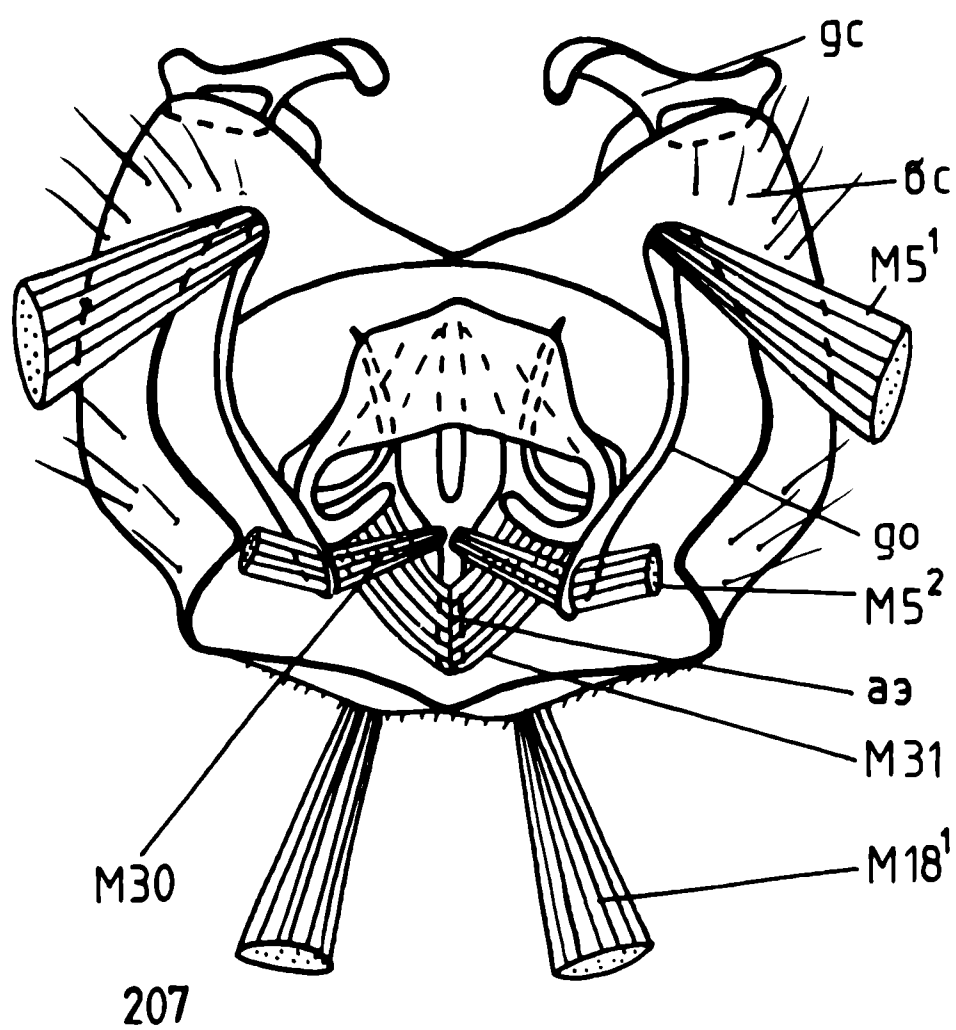


Рис. 207–210. *Bibio hortulanus* L. (Bibionidae)
 207 — гипандрей; 208 — эдеагальный комплекс, вид с дорсальной стороны; 209 — эдеагальный комплекс, вид с вентральной стороны; 210 — гипандрей, эдеагальный комплекс удален

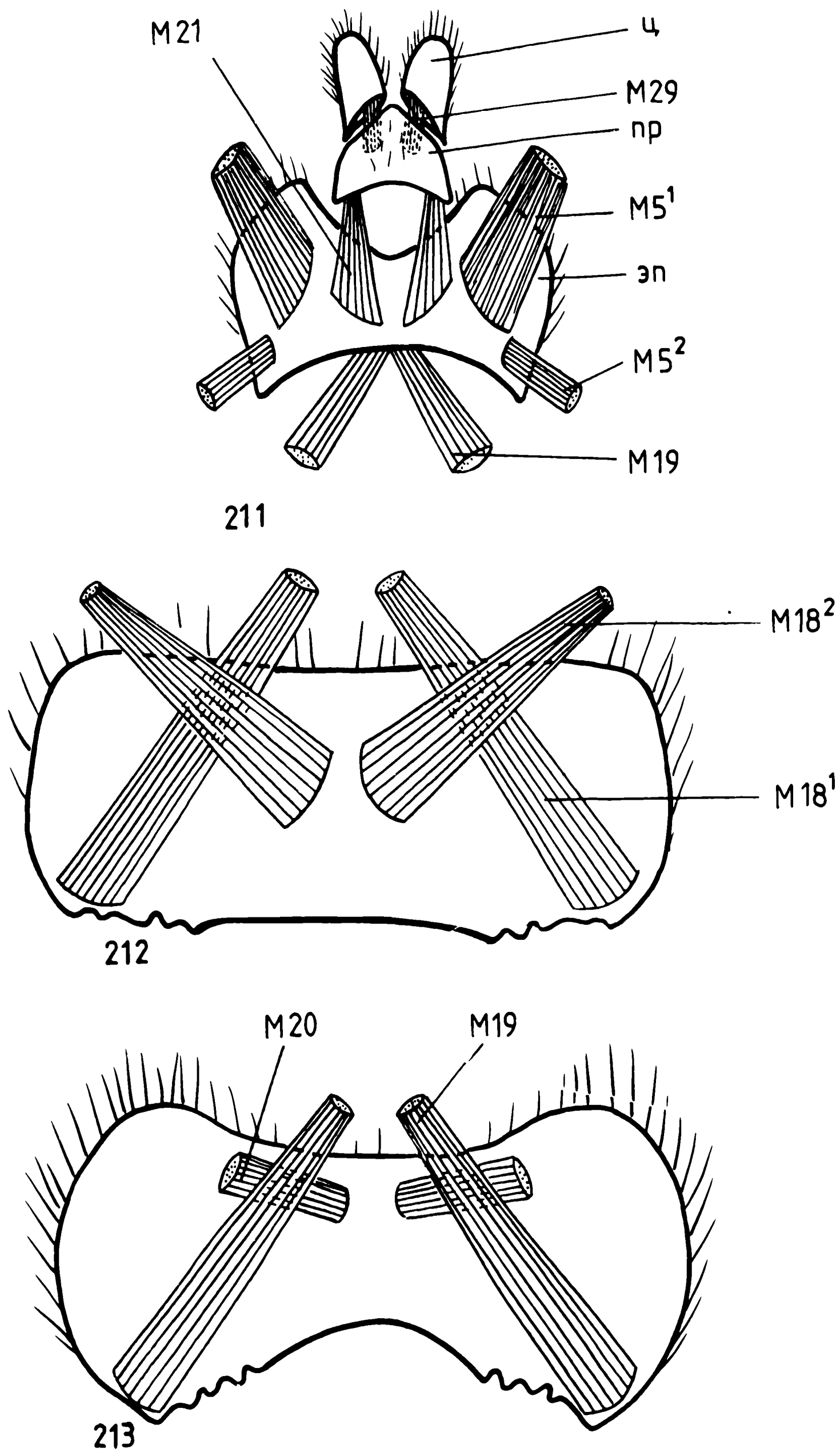


Рис. 211—213. *Bibio hortulanus* L. (Bibionidae):
 211 — эпандрий; 212 — VIII стернит; 213 — VIII тергит

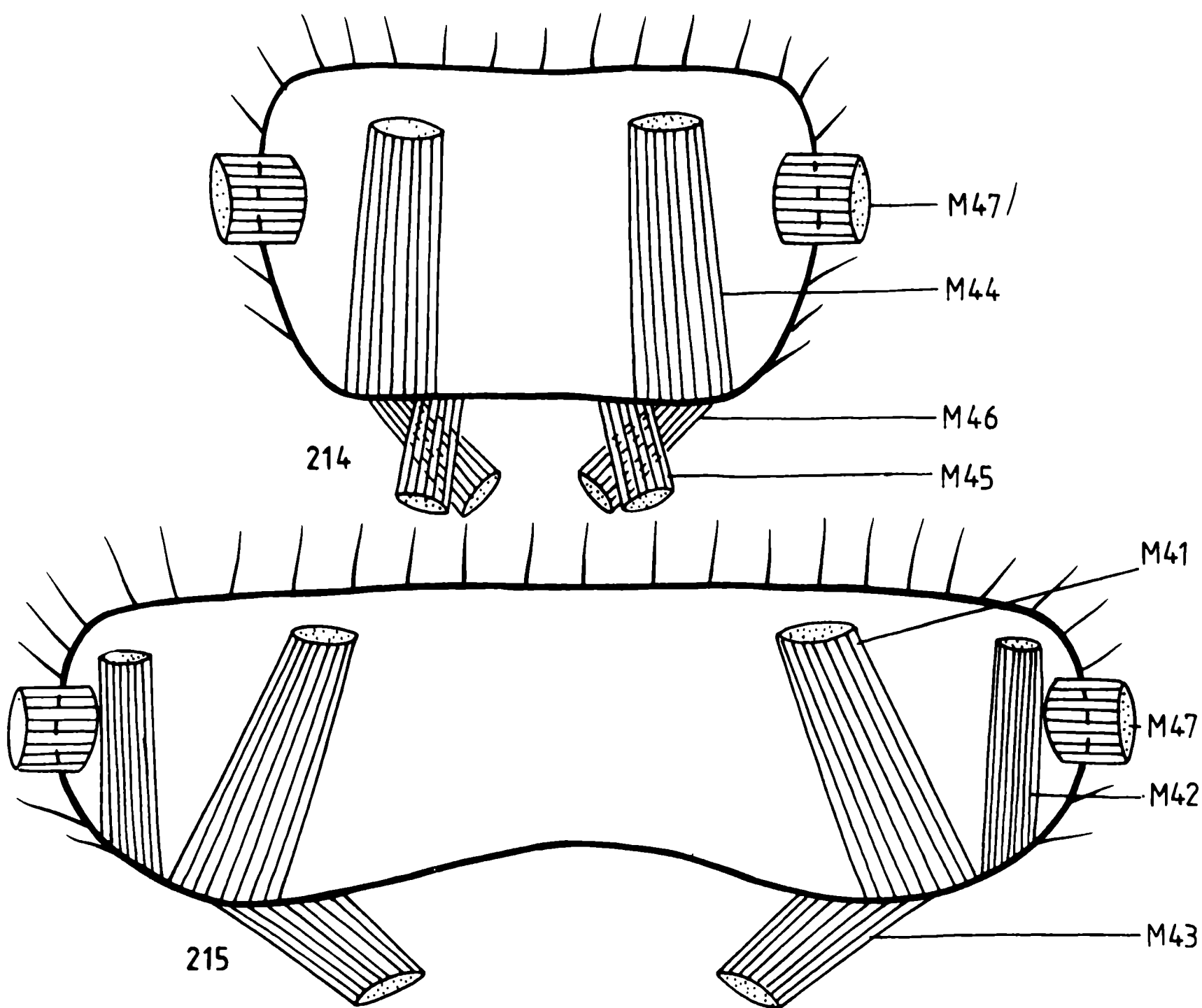


Рис. 214—215. *Bibio hortulanus* L. (Bibionidae)
 214 VI стернит; 215 VI тергит

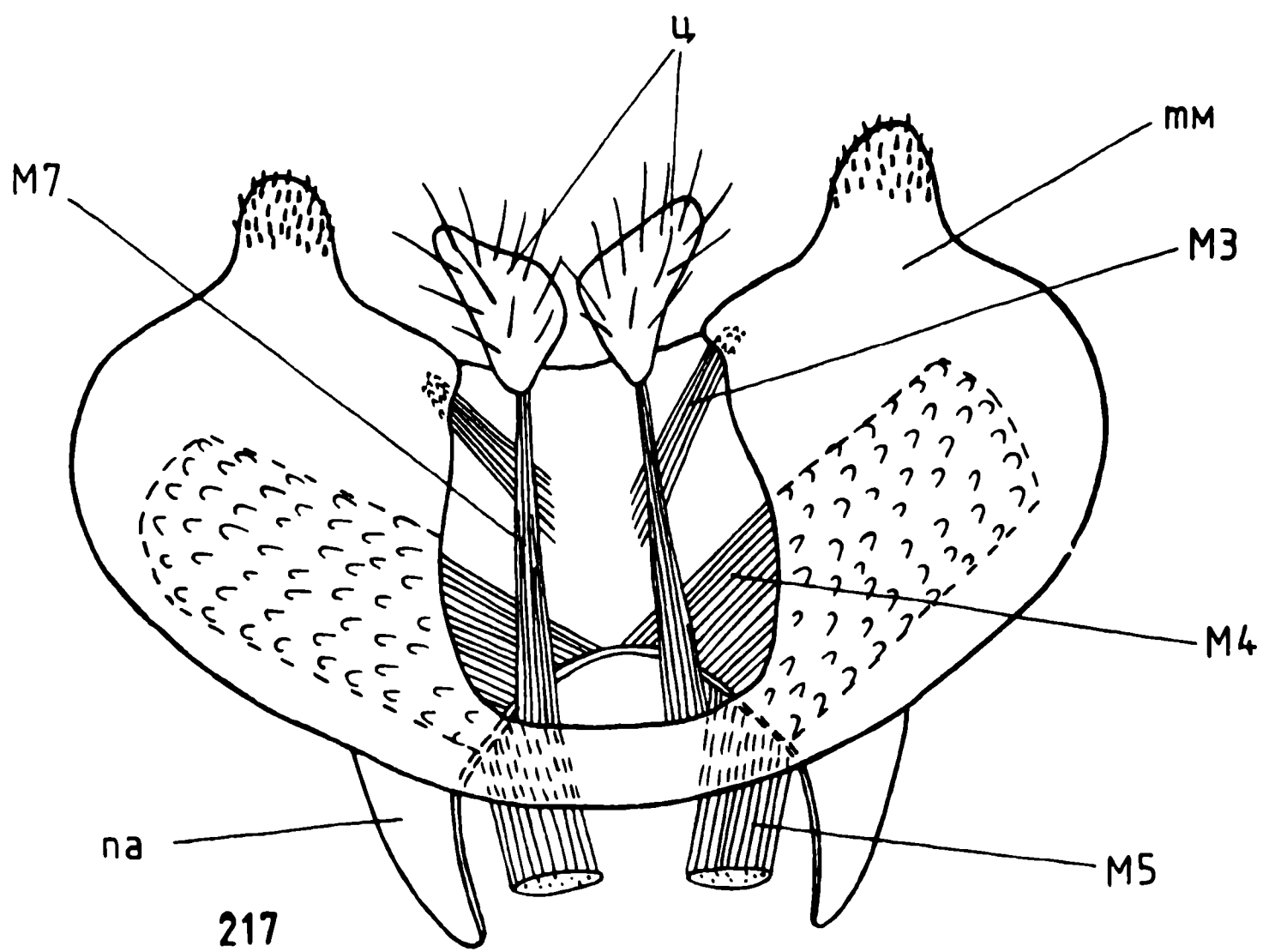
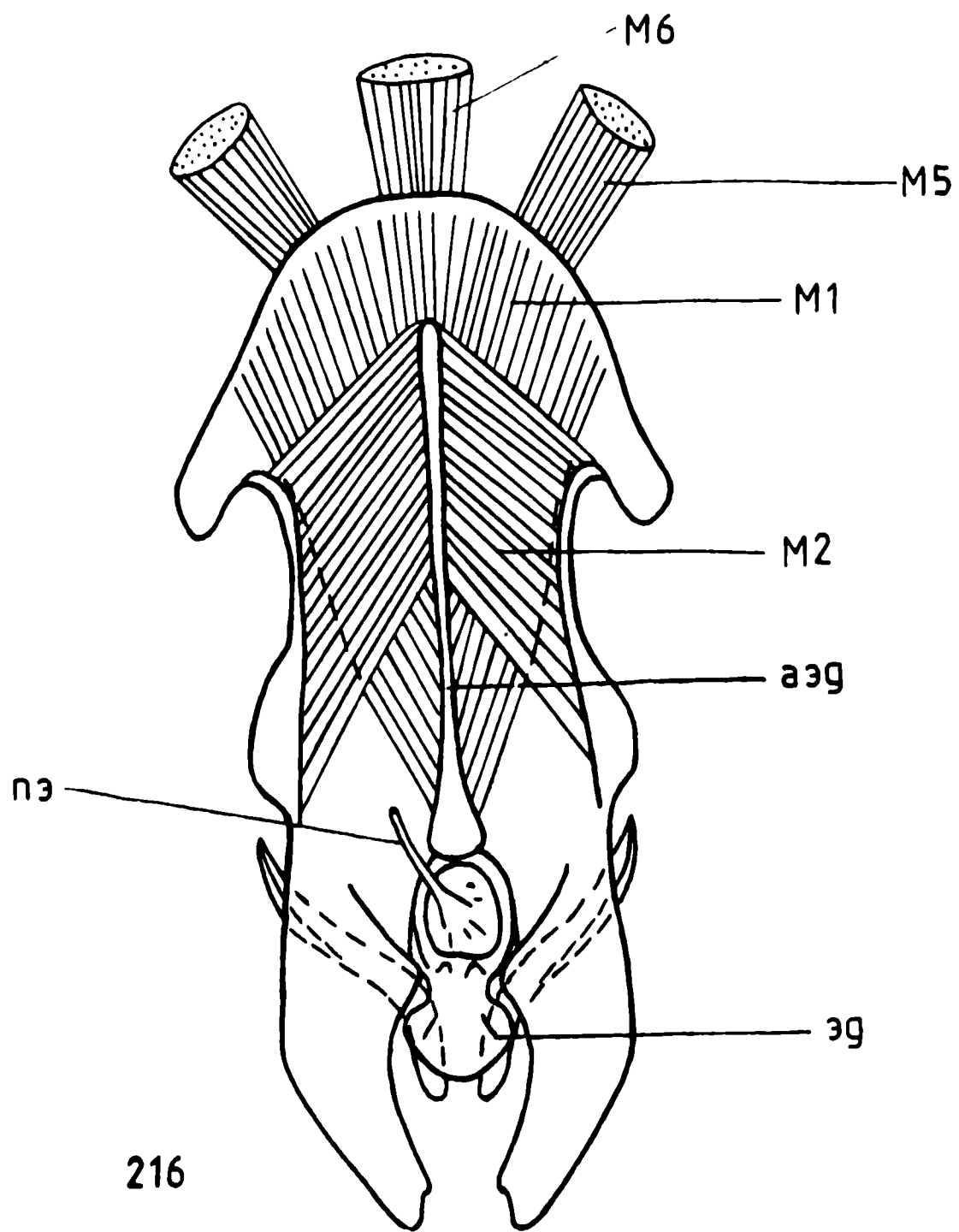


Рис. 216 217 *Eristalis nemorum* L. (Syrphidae)
216 — гипандрий; 217 — периандрий

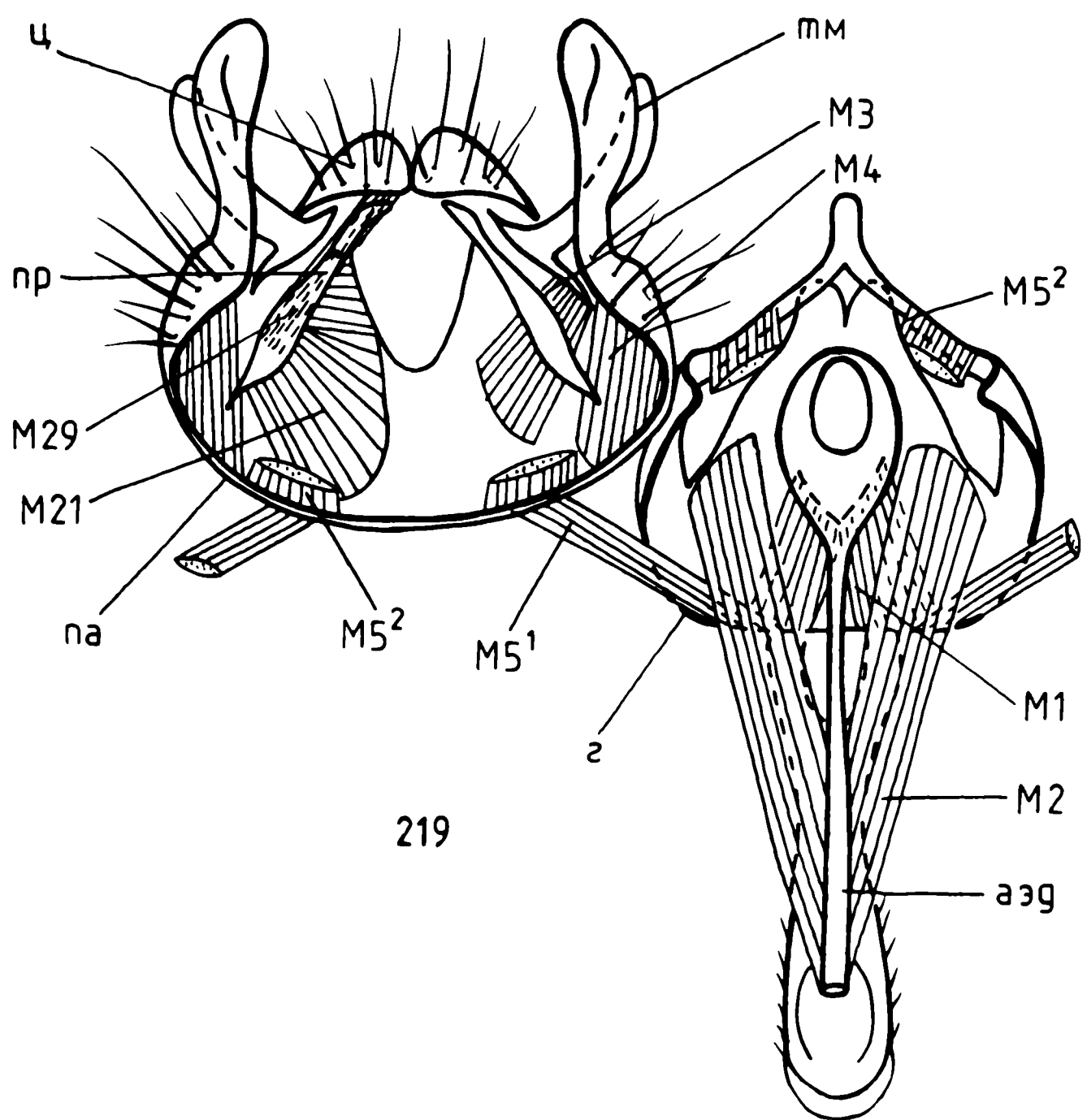
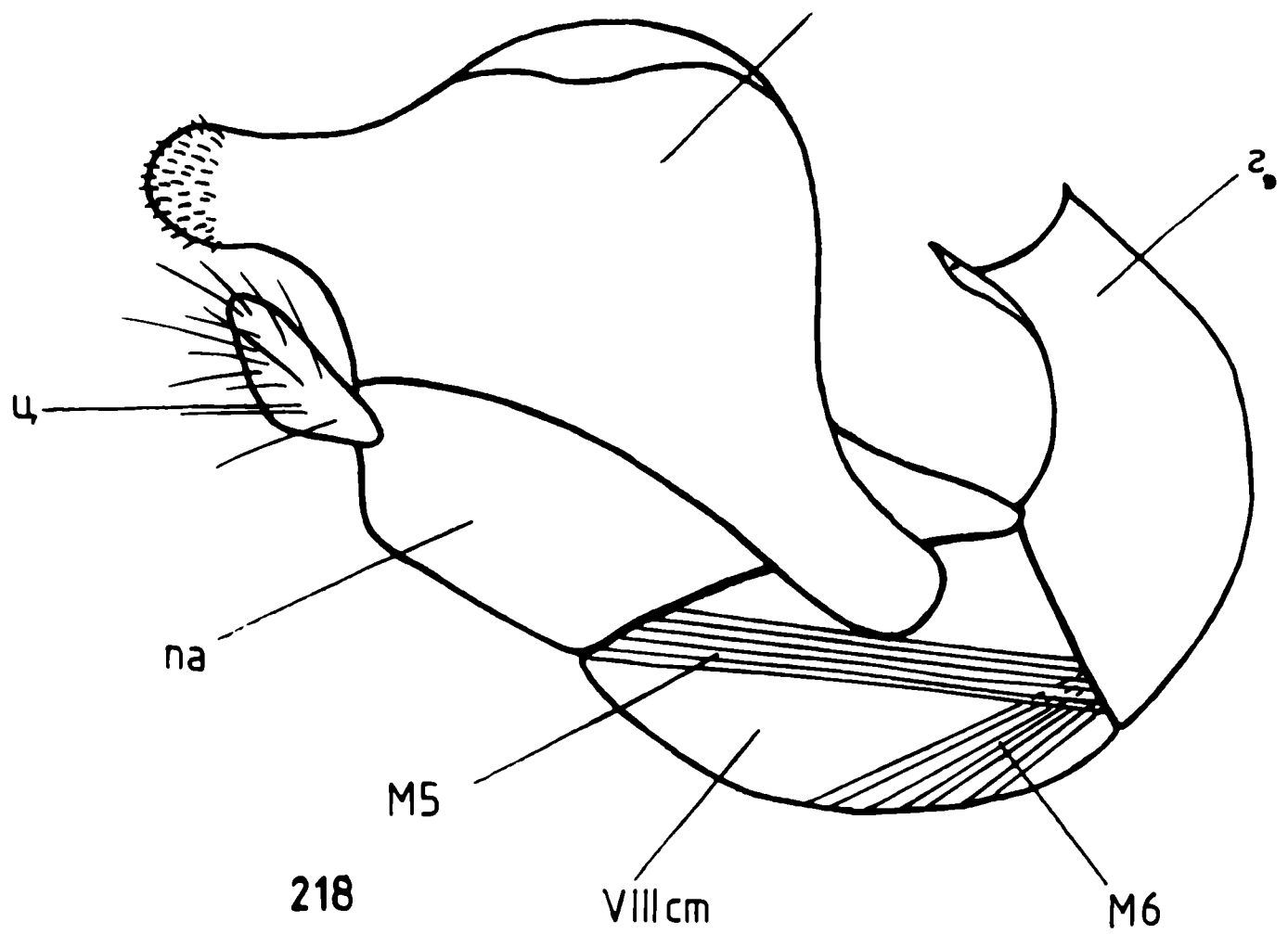


Рис. 218—219. 218 — *Eristalis nemorum* L. (Syrphidae). Продольный разрез
генитального аппарата
219 — *Neuroctena anilis* Fl. (Dryomyzidae). Перандрий и гинандрий

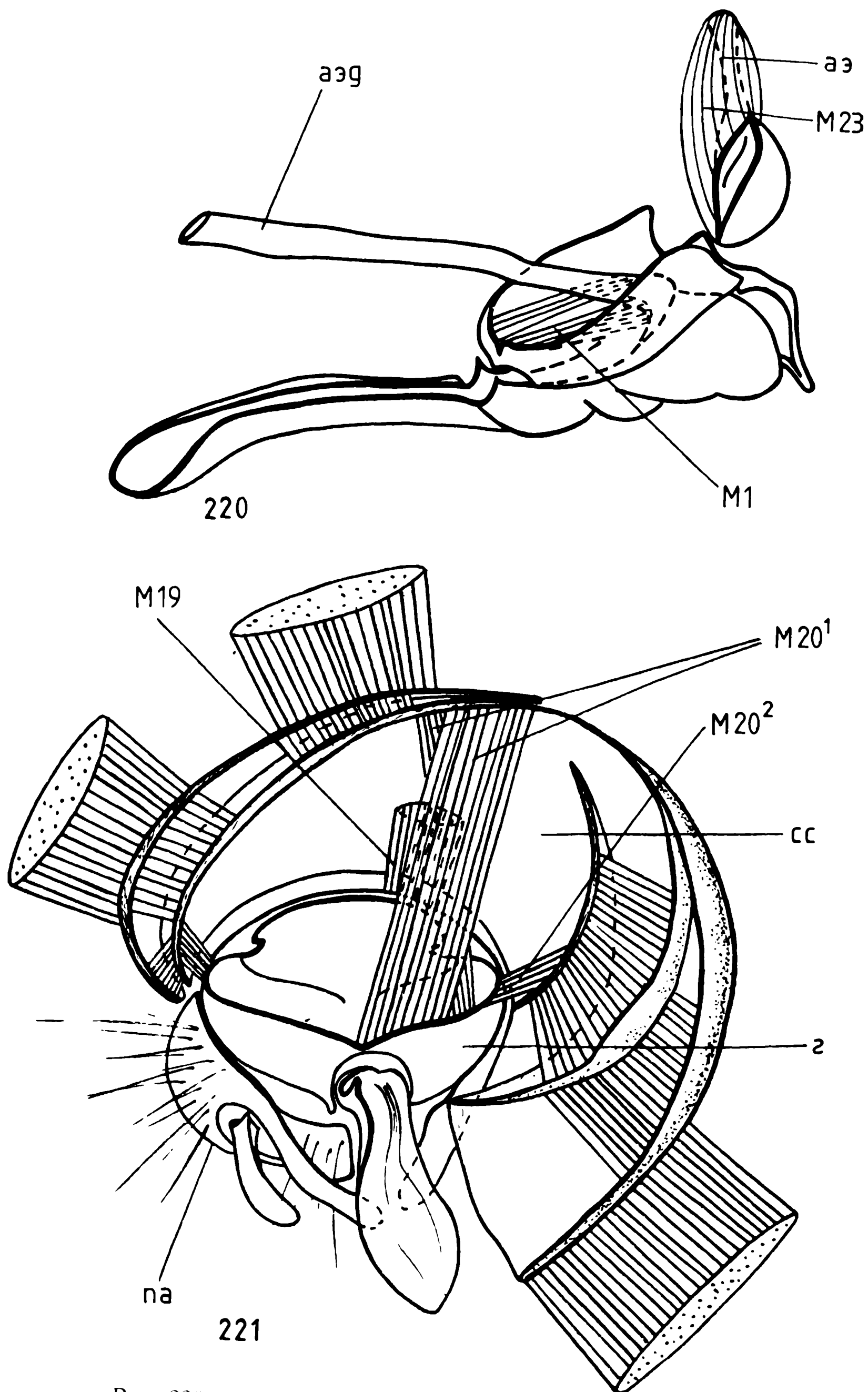


Рис 220 221 *Veuroctena anilis* Fll. (Dryomyzidae)
 220 — гипандрій, вид сбоку, 221 — прегенітальні сегменти

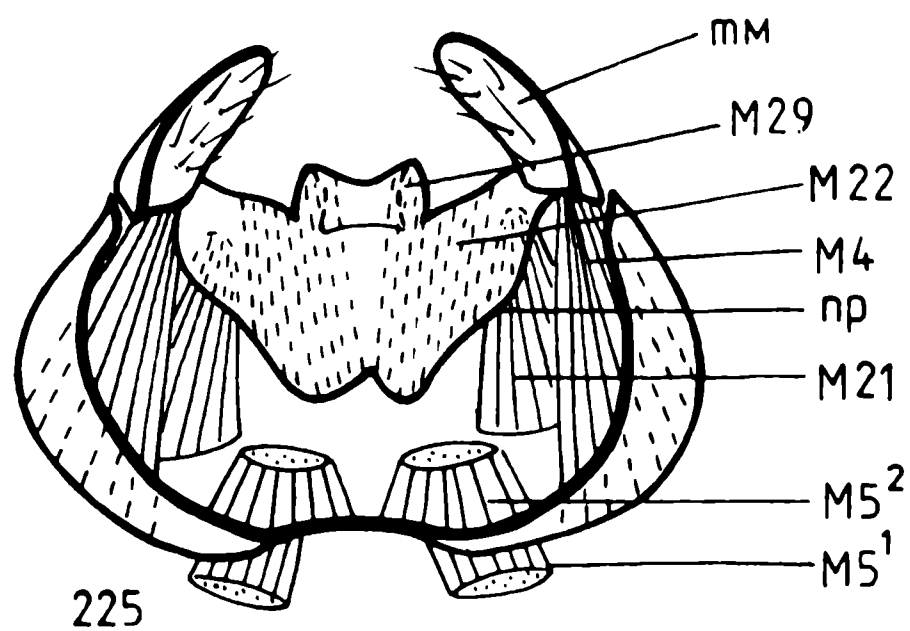
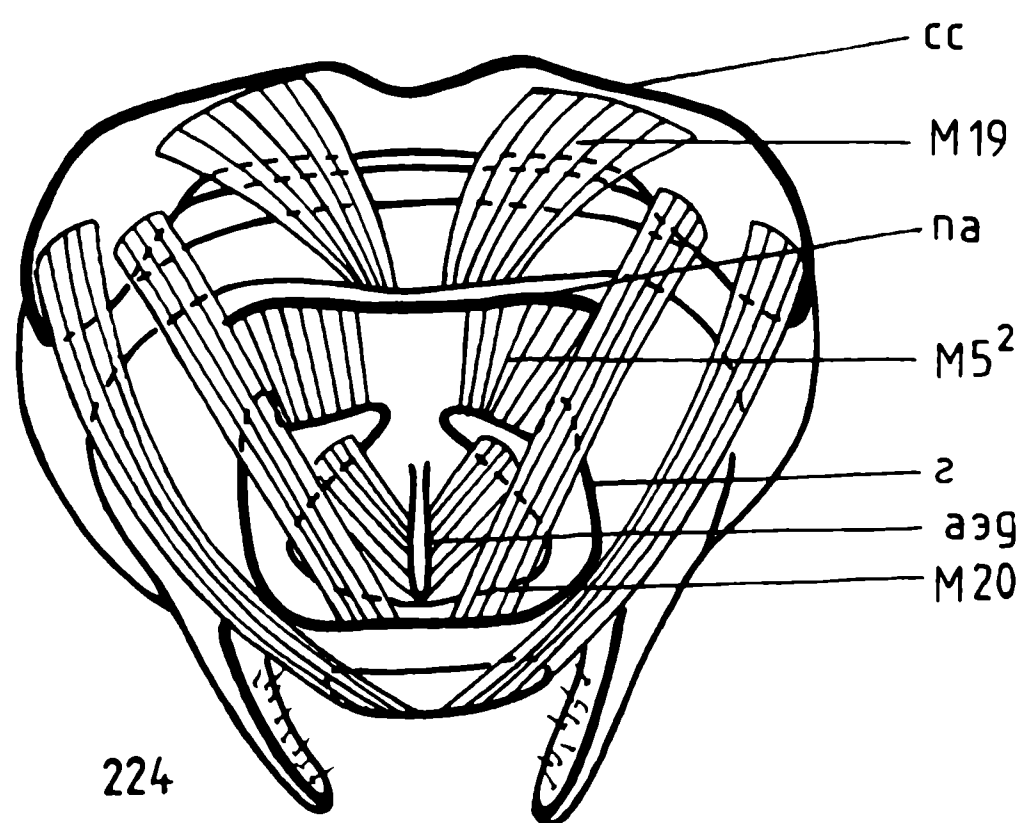
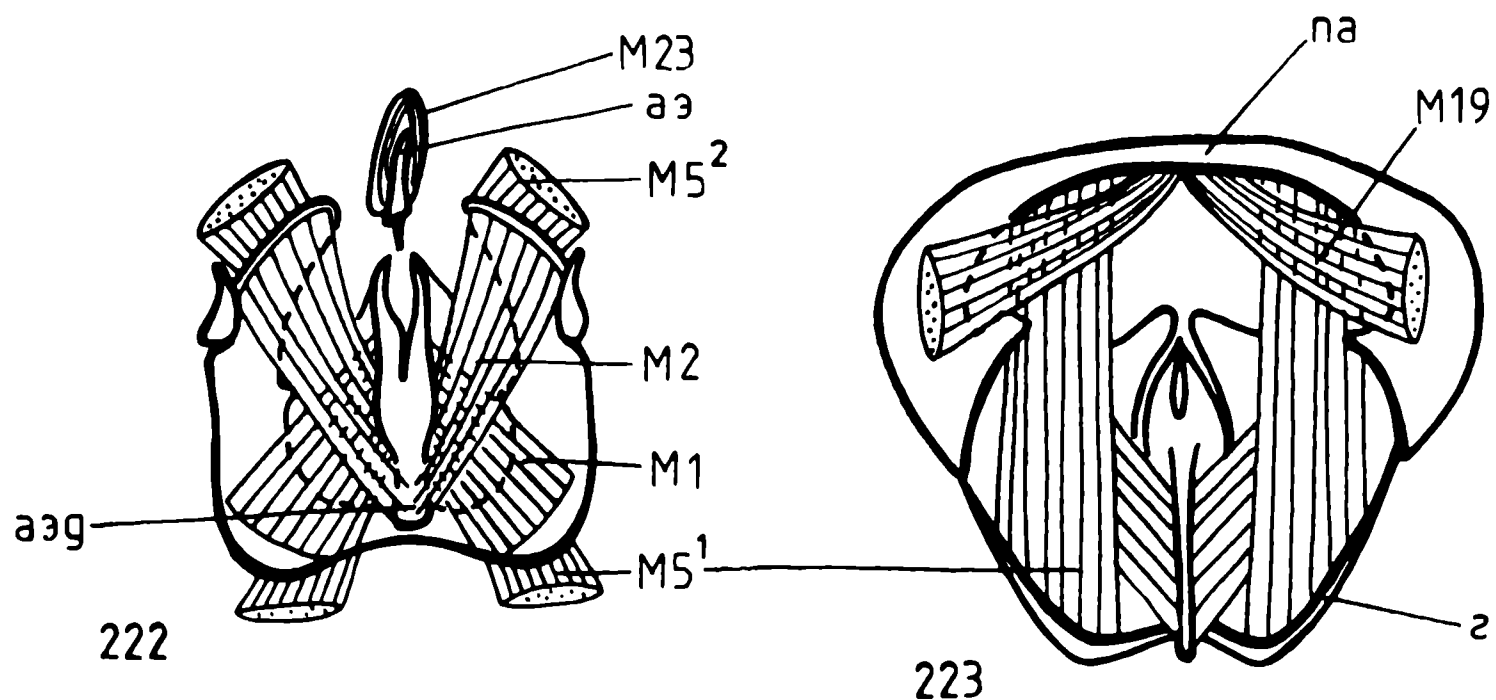


Рис. 222- 225. *Lipara lucens* Mg. (Chloropidae)
 222 — гипандрій; 223 — гипандрій и периандрій, вид спереди; 224
 прегенитальные сегменты; 225 периандрій

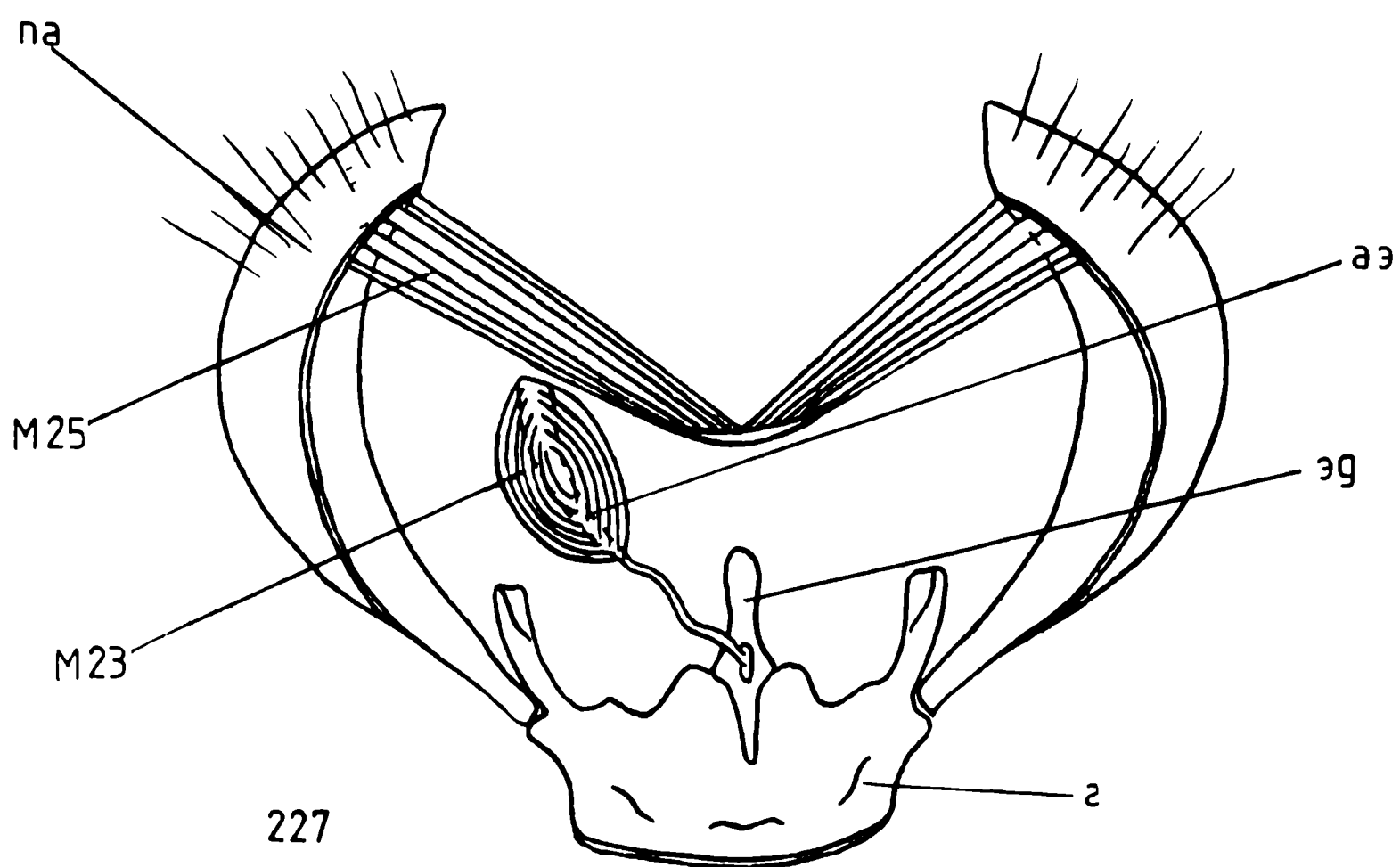
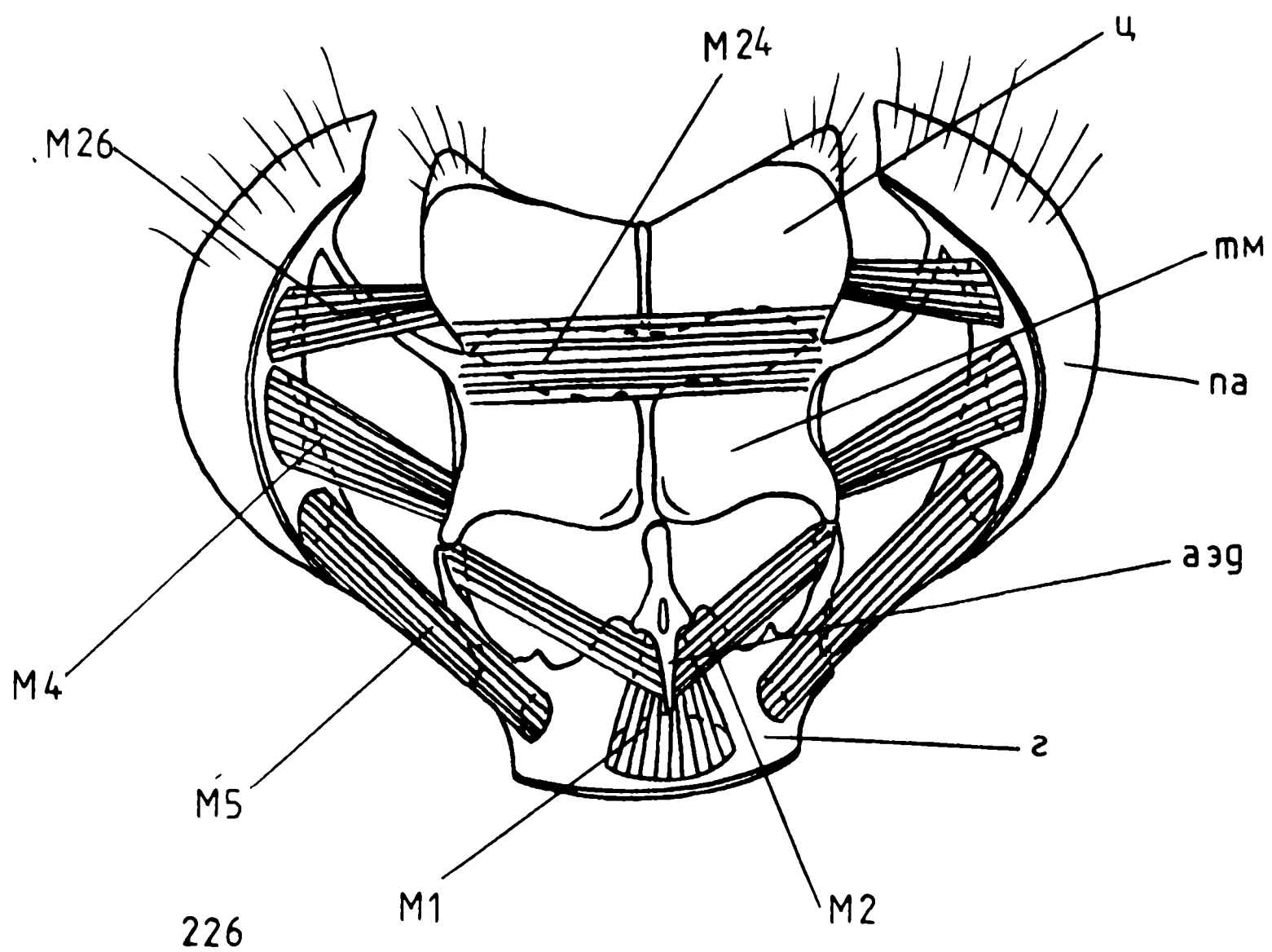


Рис. 226 – 227 *Musca domestica* L. (Muscidae)
 226 — гипандрій и периандрій, мышцы M23 и M25 удалены; 227 —
 гипандрій и периандрій, церки и теломеры удалены

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева О. Г. К функциональной морфологии генитального аппарата самцов двукрылых (Diptera). 1. *Tipula szizeki* de Jong (Tipulidae) и *Eristalis pectorum* L. (Syrphidae) // Энтомологическое обозрение. 1980. Т. 59, вып. 2. С. 262—268.

Зайцев В. Ф. Паразитические мухи семейства Bombyliidae (Diptera) в фауне Закавказья.— М.; Л., ЛО: Наука, 1966.— 376 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 92).

Зайцев В. Ф. Сем. Bombyliidae — жужжала // Определитель насекомых европейской части СССР. Л., 1969. Т. 5, ч. 1. С. 544—573. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 100).

Зайцев В. Ф. Паразитические двукрылые надсемейства Bombylioidea (Diptera) (сравнительно-морфологический обзор, филогения и система): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Л., 1984.— 46 с.

Зайцев В. Ф., Кауфман З. С. К морфологии гипопигия самцов мух-жужжал (Diptera, Bombyliidae) // Энтомологическое обозрение. 1962. Т. 41, вып. 3. С. 579—582.

Калугина Н. С., Ковалев В. Г. Двукрылые насекомые юры Сибири.— М.: Наука, 1985.— 198 с.

Ковалев В. Г. Основные моменты эволюции короткоусых двукрылых в мезозое // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л., 1979. С. 35—37.

Ковалев В. Г. Древнейшие представители короткоусых двукрылых из юры Сибири // Палентол. журн. 1981. № 3. С. 85—101.

Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых.— М., Наука, 1969.— 291 с.

Кривошеина Н. П. Морфологические и экологические аспекты эволюции двукрылых насекомых // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л., 1977. С. 40—44.

Кривошеина Н. П. Современные представления о системе двукрылых насекомых с точки зрения сопряженности имагинальных и личиночных признаков // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л., 1979. С. 41—44.

Кривошеина Н. П. Подходы к решению вопросов системы двукрылых насекомых (Diptera) // Энтомологическое обозрение. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 378—390.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Филогенетические связи в сем. Tortricidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии гениталий // Тр. Всесоюз. энтомолог. о-ва. 1973. Т. 56. С. 18—43.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Филогенетические связи надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Yponomeutoidea (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов // Энтомологическое обозрение. 1976. Т. 55, вып. 3. С. 533—548; 1977а. Т. 56, вып. 1. С. 19—30.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых триб семейства листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) фауны Дальнего Востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1977б. Т. 70. С. 65—97.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigomorpha—Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Энтомологическое обозрение. 1978а. Т. 57, вып. 4. С. 870—890.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Систематическое положение и филогенетические связи надсемейства Coleophoroidea (Lepidoptera: Oecophoridae, Coleophoridae, Ethmiidae) на основе функциональной морфологии гениталий самцов // Энтомологическое обозрение. 1978б. Т. 57, вып. 1. С. 131—149.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и филогенетические связи семейств и подсемейств огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Pyraloidea) палеарктической фауны с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979а. Т. 82. С. 43—74.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Pyraloidea) палеарктической фауны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979б. Т. 83. С. 46—96.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых примитивных надсемейств инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zygaenoidea) Азиатской части СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1981. Т. 92. С. 38—73.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и филогенетические связи семейств и надсемейств гелехиоидных чешуекрылых инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Corgomorphoidea, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР 1984а. Т. 122. С. 3—68.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов Schreckensteiniidae, Epermeniidae, Douglassiidae (Lepidoptera, Papilionomorpha) и их систематическое положение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1984б. Т. 122. С. 69—76.

Овчинникова О. Г. Функциональная морфология генитального аппарата самцов *Ptecticus tenebrifer* Walker (Diptera, Stratiomyidae) и *Solva ussuriensis* Pleske (Diptera, Solvidae) // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. Л., 1983. С. 114—117.

Овчинникова О. Г. К функциональной морфологии генитального аппарата самцов двукрылых (Diptera). II. *Chloromyia formosa* Scop. (Stratiomyidae) и *Musca domestica* L. (Muscidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986 а. Т. 140. С. 92—97.

Овчинникова О. Г. Мускулатура гениталий самцов двукрылых надсемейства Stratiomyioidea (Diptera) // Энтомол. обозрение. 1986б. Т. 65, вып. 2. С. 280—293.

Овчинникова О. Г. Изучение мускулатуры гениталий самцов как метод уточнения родственных отношений семейств двукрылых // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. Л., 1987а. С. 94—97.

Овчинникова О. Г. Мускулатура гениталий самцов двукрылых сем. Coenomyiidae и положение семейства в системе низших Brachycera (Diptera) // Энтомол. обозрение. 1987б. Т. 66, вып. 2. С. 256—264.

Олсуфьев Н. Г. Слепни (семейство Tabanidae).— 2-е изд. Л., Наука, 1977.— 436 с. (Фауна СССР. Нов. сер. № 113. Насекомые двукрылые. Т. 7, вып. 2).

Павловский Е. Н. Методы ручного анатомирования насекомых.— М., Л., АН СССР, 1957.— 85 с. (В помощь работающим по зоологии в поле и лаборатории. № 6).

Рихтер В. А. Ктыри рода *Dysmachus* Loew (Diptera, Asilidae) в фауне Кавказа // Энтомол. обозрение. 1962. Т. 41, вып. 2. С. 436—446.

Рихтер В. А. Ктыри рода *Antiphrisson* Loew (Diptera, Asilidae) в фауне Кавказа // Докл. Акад. наук Арм. ССР. 1963а. Т. 37, № 1. С. 43—47.

Рихтер В. А. Ктыри рода *Neoitamus* Ost.—Sack. (Diptera, Asilidae) в фауне Кавказа // Докл. Акад. наук Арм. ССР. 1963б. Т. 36, № 1. С. 51—57.

Рихтер В. А. Хищные мухи-ктыри (Diptera, Asilidae) Кавказа.— Л., ЛО; Наука, 1968.— 285 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 97).

(Родендорф Б. Б.) Rohdendorf B. B. Neue Angaben über das System der Dipteren // XI Internationaler Kongress für Entomologie, Wien. 1960. Verhandlungen. Bd. 1. Wien. 1961. S. 153—158.

Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых.— М., 1964.— 311 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 100).

Родендорф Б. Б. Система и филогенез двукрылых // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л., 1977. С. 81—88.

Родендорф Б. Б. Отряд Muscina. Двукрылые // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 112—122. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 178).

Angulo O. A. O. Los nemestrinidos de Chile (Diptera: Nemestrinidae).— Concepcion (Chile), Univ. de Concepcion, 1971.— 165 p. (Gayana. Zoologia. N 19).

Bährmann R. Das Hypopygium von *Dolichopus* Latreille unter besonderer Berücksichtigung der Muskulatur und der Torsion (Diptera, Dolichopodidae) // Beitr. Entomol. 1966. Bd. 16, Hf. 1—2. S. 61—72.

Bequaert M. Contribution a la connaissance morphologique et a la classification des Mydidae (Diptera).— Bruxelles, 1961.— 18 p. (Inst. roy. des sciences natur. de Belgique. Bull. T. 37, N 19).

Bequaert M. Contribution nouvelle a la connaissance des Mydidae de la region éthiopienne.— Bruxelles, 1963.— 68 p. (Inst. roy des sciences natur. de Belgique. Mém. Sér. 2, Fasc. 71).

Bernardi N. The genera of the family Nemestrinidae (Diptera, Brachycera) // Arq. zool. S. Paulo. 1973. Vol. 24, N 4. P. 211—318.

Bezzi M. Katalog der palaarktischen Dipteren. Vol. 2. Orthorrhapha brachycera.— Budapest, 1903.— 396 S.

Bonhag P. F. The skeleto — muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera, Tabanidae) // Trans. Amer. entomol. Soc. 1951. Vol. 77, N 2. P. 131—202.

Bowden J. The Bombyliidae of Ghana // Mem. Entomol. Soc. Southern Africa. 1964. N 8. P. 1—159.

Bowden J. Family Bombyliidae // A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. Vol. 2. Honolulu, 1975. P. 163—184.

Cazier M. A. A revision of the North American flies belonging to the genus *Apiocera* (Diptera, Apioceridae) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1982. Vol. 171, art. 4. P. 285—467.

Cazier M. A. New species and notes on flies belonging to the genus *Apiocera* (Diptera, Apioceridae) // Amer. Mus. Novitates. 1985a. N 2837. P. 1—28.

Cazier M. A. A revision of the North American flies belonging to the genus *Rhaphiomidas* (Diptera, Apioceridae) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1985b. Vol. 182, art. 2. P. 181—263.

Chvála M. Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera) // Entomol. Scand. 1981. Suppl. N 15. P. 225—236.

Chvála M., Lyneborg L., Moucha J. The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae).— Copenhagen, Entomol. Soc., 1972.— 499 p.

Cole F. R. A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two — winged flies) // Proc. California Acad. Sci. 1927. Ser. 4, vol. 16, N 14. P. 397—499.

Colless D. H., McAlpine D. K. Diptera (Flies) // The insects of Australia.— Melbourne, 1970. P. 656—740.

Crosskey R. W. Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region.— London, Brit. museum (Nat. Hist.), 1980.— 1437 p.

Delfinado M. D., Hardy D. E. A catalog of the Diptera of the Oriental region.— Honolulu, Univ. Press of Hawaii, 1973—1977.

1. Suborder Nematocera. 1973.— 618 p.

2. Suborder Brachycera, through division Aschiza, suborder Cyclorrhapha, 1975.— 459 p.

3. Suborder Cyclorrhapha (excluding division Aschiza). 1977.— 854 p.

Edwards F. W. Bombyliidae, Nemestrinidae, Cyrtidae // Diptera of Patagonia and South Chile. Pt. 5. London, 1930. P. 162—197.

Greathead D. J. Insects of Saudi Arabia. Diptera: Fam. Bombyliidae // Fauna of Saudi Arabia. Vol. 2. Basle. 1980. P. 291—337.

Griffiths G. C. D. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with special reference to the structure of the male postabdomen.— The Hague, Junk, 1972.— 340 p. (Ser. Entomol. Vol. 8).

Hackman W., Väisänen R. Different classification systems in the Diptera // Ann. zool. fennici. 1982. Vol. 19, N 3. P. 209—219.

Hackman W., Väisänen R. The evolution and phylogenetic significance of the costal chaetotaxy in the Diptera // Ann. zool. fennici. 1985. Vol. 22, N 2. P. 169—203.

Hall J. C. The Bombyliidae of Chile (Diptera, Bombyliidae).— Berkeley, Univ. of Calif. Press, 1975.— 278 p. (Univ. Calif. Publ. Entomol. Vol. 76).

Hall J. C. Bombyliidae // Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1.— Ottawa, 1981. P. 585—602. (Research Branch Agr. Canada, Monogr. N 27).

Handlirsch A. Die fossilen Insecten und die Phylgenie der rezenten Formen.— Leipzig, W. Engelmann, 1908.— 1430 S.

Hardy G. H. The phylogeny of Diptera // Entomol.'s month mag. 1951. Vol. 87, N 1044. P. 140—141.

Hardy G. H. The phylogeny of Diptera. 2.— Dolichopodidae // Entomol.'s month. mag. 1953. Vol. 89, N 1064. P. 7—11.

Hendel F. Ordnung der Pterygogenea: Diptera-Fliegen // Handbuch der Zoologie. Berlin, 1936. Bd. 4, Hf. 2, Lfg. 8—10. S. 1729—1090; 1937. Lfg. 11. S. 1981—1988.

Hennig W. Der männliche Kopulationsapparat der Dipteren III, Psychodidae und Asilidae // Zool. Anz., 1936. Bd. 114, Hf. 7—8. S. 177—186.

Hennig W. Flügelgeäder und System der Diptera unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien // Beitr. Entomol. 1954. Bd. 4, Hf. 3—4. S. 246—388.

Hennig W. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen // Beitr. Entomol. 1958. Bd. 8, Hf. 5—6. S. 505—688.

Hennig W. Bombyliidae im Kopal und im Baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera) // Stuttgarter Beitr. Naturk. 1966. N 166. S. 1—20.

Hennig W. Die sogenannten niederen Brachycera in Baltischen Bernstein (Diptera: Fam. Xylophagidae, Xylomyidae, Rhagionidae, Tabanidae) // Stuttgarter Beitr. Naturk. 1967. N 174. S. 1—51.

Hennig W. Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügelwurzel bei den Diptera und die Frage nach der Monophylie der Nematocera // Stuttgarter Beitr. Naturk. 1968. N 193. S. 1—23.

Hennig W. Eine neue Art der Rhagionidengattung *Litoleptis* aus Chile, mit Bemerkungen über Fühlerbildung und Verwandtschaftsbeziehungen einiger Brachycerenfamilien (Diptera, Brachycera) // Stuttgarter Beitr. Naturk. 1972. N 242. S. 1—18.

Hennig W. Diptera (Zweiflüger).— Berlin, W. de Gruyter, 1973.— 337 S. (Handbuch der Zoologie. Bd. 4, Hälfte 2, Insecta, 2 Aufl., T. 2, Lfg. 20, Beitr. 31).

Hennig W. Anthomyiidae. Tl. 1. // Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Lfg. 315. Stuttgart, 1976a, LXXVIII S.

Hennig W. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) // Stuttgarter Beitr. Naturk. 1976b. Ser. A (Biol.), N 283. S. 1.63.

Hesse A. A revision of the Bombyliidae (Diptera) of the Southern Africa. Pt. 1—3. // Ann. South African Mus. 1938. Vol. 34.— 1053 p.; 1956. Vol. 35, pt. 1.— 464 p.; Vol 35, pt. 2. P 465—947.

Hull F. M. Robber flies of the world. The genera of the family Asilidae // Bull. U S Nat. Museum. 1962. N 224, pt. 1—2. P. 1—907.

Hull F. M. Bee flies of the world. The genera of the family Bombyliidae // Bull. U S Nat Museum. 1973. N 286. P. 1—687.

James M. T. Family Stratiomyidae // A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States. 26. Sao Paulo, 1973. P. 1—95.

James M. T. Family Stratiomyidae // A catalog of the Diptera of the Oriental Region. Vol. 2. Honolulu, 1975. P. 14—42.

James M. T. Stratiomyidae // Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Ottawa, 1981. P. 397—511. (Res. Branch agr. Canada, Monogr. № 27).

Karl E. Vergleichend — morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Asiliden (Diptera) // Beitr. Entomol. 1959. Bd. 9, Hf. 5—6. S. 619—680.

Leonard M. D. A revision of the dipterous family Rhagionidae (Leptidae) in the United States and Canada // Mem. Amer. entomol. Soc. 1930. N 7. P. 1—181.

Lindner E. 20. Rhagionidae // Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region Stuttgart, 1925. Lfg. 1. S. 1—16; 1924. Lfg. 2. S. 17—32; 1925. Lfg. 3. S. 33—49.

Lindner E. 18. Stratiomyiidae // Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 1936. Lfg. 104. S. 1—48; 1937. Lfg. 108, 110, 114. S. 49—176; 1938. Lfg. 116. S. 177—218.

Lindner E. Handbuch // Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Bd. 1. Stuttgart, 1949. S. 1—422.

McAlpine J. F. et al. Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa, 1981. Vol. 1.— 674 p. (Res. branch. Agr. Canada. Monogr. N 27).

McFadden M. W. Soldier fly larvae in America north of Mexico.— Washington, Smiths. Inst. 1967.— 72 p. (Proc. U S Nat. Museum. Vol. 121, N 3569).

- McFadden M. W.* The soldier flies of Canada and Alaska (Diptera: Stratiomyidae). 1. Beridinae, Sarginae and Clitellariinae. // *Canad. Entomol.* 1972. Vol. 104, N 4. P. 531—562.
- Martin C. H.* The new family Leptogastridae (the grass flies) compared with the Asilidae (Robber flies) (Diptera) // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1968. Vol. 41, N 1. P. 70—100.
- Maughan L.* A systematical and morphological study of Utah Bombyliidae with notes on species from intermountain states // *J. Kansas. Entomol. Soc.* 1935. Vol. 8. P. 27—80.
- Nagatomi A.* Classification of lower Brachycera (Diptera) // *J. Nat. Hist.* 1977. Vol. 11, N 3. P. 321—335.
- Nagatomi A.* Male genitalia of the lower Brachycera (Diptera) // *Beitr. Entomol.* 1984. Bd. 34, Hf. 1. S. 99—157.
- Neumann H.* Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. // *Deutsche Entomol. Ztschr.* 1958. Bd. 5, Hf. 3/4. S. 235—298.
- Oldroyd H.* The suborders of Diptera // *Proc. Entomol. Soc. Washington.* 1977. Vol. 79, N 1. P. 3—10.
- Oosterbroek P.* The western palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803 (Diptera, Tipulidae). Part 5. Phylogeny and Biogeography // *Beaufortia.* 1980. Vol. 29, N 358. P. 311—393.
- Painter R. H., Painter E. M., Hall J.* Family Bombyliidae.—Sao Paulo, Museu de zool. 1978.—92 p. (A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. N 38).
- Papavero N.* Explanatory note.—Sao Paulo, Dept. de Zool. 1967.—P. V—XIII. (A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. N 1).
- Papavero N.* Studies of Asilidae (Diptera) systematics and evolution. 1. A preliminary classification of the subfamilies // *Arq. de zool., S. Paulo.* 1973. Vol. 23, Fasc. 3. P. 217—274.
- Rozkošný R.* The Stratiomyioidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark.—Gadstrup, Scand. science press, 1973.—151 p. (Fauna Entomol scand. Vol. 1).
- Rozkošný R.* A biosystematic study of the european Stratiomyidae (Diptera). Vol. 1—2.—The Hague, Junk, 1982—1983. Vol. 1.—401 p. (Ser. entomol. 21); Vol. 2.—431 p. (Ser. entomol. 25).
- Salzer R.* Konstruktionsanatomische Untersuchung des männlichen Postabdomens von *Calliphora erythrocephala* Meigen (Insecta, Diptera) // *Ztschr. Morphol. der Tiere.* 1968. Bd. 63, Hf. 2. S. 155—238.
- Steyskal G. C.* A suggested classification of the lower Brachycerous diptera // *Ann. Entomol. Soc. America.* 1953. Vol. 46, N 2. P. 237—242.
- Steyskal G. C.* Recent advances in the primary classification of the Diptera / *Ann. Entomol. Soc. America.* 1974. Vol. 67, N 3. P. 513—517.
- Stone A., Sabrosky C. W. a. o.* A catalog of the Diptera of America North of Mexico.—Washington, 1965.—1696 p. (Agr. res. service U S Dep. of agr. handb. N 276).
- Stuckenberg B. R.* The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera) // *Ann. Natal Museum.* 1973. Vol. 21, N 3. P. 649—673.
- Tangelder I. R. M.* Phylogeny of the *Nephrotoma dorsalis* species group (Diptera, Tipulidae), mainly based on genital characters // *Beaufortia,* 1985. Vol. 35, N 8. P. 135—174.
- Theodor O.* On the structure of the spermathecae and aedeagus in the Asilidae and their importance in the systematics of the family.—Jerusalem: Israel Acad. sciences humanities, 1976.—175 p.
- Theodor O.* Dipreta: Asilidae.—Jerusalem: Israel Acad. sciences humanities, 1980.—448 p. (Fauna Palaestina. Insecta, 2).
- Theodor O.* The genitalia of Bombyliidae (Diptera).—Jerusalem: Israel Acad. sciences humanities, 1983.—275 p.
- Trehen P.* Contribution à l'étude de l'anatomie de l'hypopygium dans la famille des Empidinae (Dipteres — Empidides) // *Bull. Soc. zool. France.* 1962. T. 87, N 5—6. P. 498—508.

Trehen P. Contribution á une étude d'intérêt phylogénétique chez les Diptères Empididae: recherches morphologiques, écologiques es éthologiques chez les especes á larves édaphiques.— S. 1, Univ. de Rennes, 1971.— 280 p.

Tsacas L. Révision des especes du genre *Neomochtherus* Osten-Sacken Dipteres: (Asilidae). 1. Région Paléarctique // Mém. Museum nat. hist. natur. (Zool.). 1968. T. 47, fasc. 3. P. 128—328.

Ulrich H. Zur Anatomie des Empididen — Hypopygiums (Diptera).— München, 1972.— 27 S. (Veröff. Zool. Staatssamml. Bd. 16).

Ulrich H. Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale // Bonne. Zool. Monogr. 1974, N 5. S. 1—60.

Ulrich H. Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae) // Bonner. zool. Beitr. 1975. Jg. 26, Hf. 1/3. S. 264—279.

Ulrich H. Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden — Hypopygiums (Diptera).— I: *Medetera truncorum* Meigen // Bonner. Zool. Beitr. 1977. Jg. 28, Hf. 3/4. S. 412—420.

Ulrich H. Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden — Hypopygiums (Diptera).— II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) // Bonner. Zool. Beitr. 1983. Jg. 34, Hf. 1/3. S. 395—404.

Ulrich H. Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) // Bonner. zool. Beitr. 1988. Bd. 39, Hf. 2/3. S. 179—219.

Verrall G. H. British birds. Vol. 5. Stratiomyidae and succeeding families of the Diptera Brachycera of Great Britain.— London, Gurney and Jackson, 1909.— 780 p.

Weinberg M. Further data on the Asilidae (Diptera) from the Danube delta // Trav. Museum Hist. Natur. «Grigore Antipa». 1967. Vol. 7. P. 299—311.

Wilcox J., Papavero N. The American genera of Mydidae (Diptera), with the description of three new genera and two new species // Arq. zool., S. Paulo. 1971. Vol. 21, N 2. P. 41—119.

Wood D. M., Borkent A. The phylogenetic relationships among families of Nematocera // Abstracts of the First International Congress of Dipterology (Budapest, 17th—24th August. 1986). Budapest. 1986. P. 262.

Zaka-ur-Rab M. Morphology of the male terminalia of *Sphaerophoria indiana* Big (Diptera: Syrphidae) // Zool. Jb. Abt. Anat. 1979. Bd. 101, Hf. 3. P. 397—403.

Zaka-ur-Rab M. Morphology of the male terminalie of *Aedes aegypti* Linnaeus, the Yellow Fever Mosquito (Diptera: Culicidae) // Beitr. Entomol. 1980. Bd. 30, Hf. 1. S. 9—14.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	6
Глава 1. Мускулатура гениталий самцов в надсемействе Stratiomyioidea	11
1.1. Семейство Solvidae	12
1.2. Семейство Stratiomyidae	13
1.3. Обсуждение	20
Глава 2. Мускулатура гениталий самцов в надсемействах Xylophagoidea и Tabanoidea	25
2.1. Семейство Rhagionidae	26
2.2. Семейство Coenomyiidae	28
2.3. Семейство Tabanidae	29
2.4. Обсуждение	32
Глава 3. Мускулатура гениталий самцов в надсемействе Bombylioidea	36
3.1. Семейство Nemestrinidae	37
3.2. Семейство Acroceridae	38
3.3. Семейство Bombyliidae	39
3.4. Обсуждение	43
Глава 4. Мускулатура гениталий самцов в надсемействе Asiloidea	48
4.1. Семейство Asilidae	49
4.2. Семейство Apioceridae	56
4.3. Семейство Therevidae	58
4.4. Семейство Mydidae	59
4.5. Обсуждение	60
Глава 5. Мускулатура гениталий самцов некоторых других двукрылых	69
5.1. Семейство Tipulidae	69
5.2. Семейство Trichoceridae	71
5.3. Семейство Bibionidae	71
5.4. Сравнение мускулатуры гениталий самцов так называемых Nematocera и Brachycera—Orthorrhapha	72
5.5. Семейство Syrphidae	75
5.6. Семейство Dryomyzidae	75
5.7. Семейство Chloropidae	76
5.8. Семейство Muscidae	77
Глава 6. Общая характеристика мышц генитального аппарата самцов некоторых двукрылых и преобразование их комплексов	78
6.1. Мышцы преабдомена и их возможная связь с мускулатурой генитального сегмента	78
6.2. Мышцы эпандрия (проктигера и церок)	82
6.3. Мышцы, связывающие гениталии с прегенитальным сегментом	82
6.4. Тергостернальные мышцы	83
6.5. Мышцы гипандрия, базистилей и дистистилей	83
6.6. Мышцы эдеагального комплекса	83
Заключение	89
Литература	160

CONTENTS

Preface	3
Introduction	6
Chapter 1. Musculature of the male genitalia in superfamily Stratiomyoidea	11
1.1. Family Solvidae	12
1.2. Family Stratiomyidae	13
1.3. Discussion	20
Chapter 2. Musculature of the male genitalia in superfamilies Xylophagoidea and Tabanoidea	25
2.1. Family Rhagionidae	26
2.2. Family Coenomyiidae	28
2.3. Family Tabanidae	29
2.4. Discussion	32
Chapter 3. Musculature of the male genitalia in superfamily Bombyloidea	36
3.1. Family Nemestrinidae	37
3.2. Family Acroceridae	38
3.3. Family Bombyliidae	39
3.4. Discussion	43
Chapter 4. Musculature of the male genitalia in superfamily Asiloidea	48
4.1. Family Asilidae	49
4.2. Family Apioceridae	56
4.3. Family Therevidae	58
4.4. Family Mudidae	59
4.5. Discussion	60
Chapter 5. Musculature of the male genitalia in some other flies	69
5.1. Family Tipulidae	69
5.2. Family Trichoceridae	71
5.3. Family Bibionidae	71
5.4. Comparison of musculature of the male genitalia of the so-called Nematocera and Brachycera—Orthorrhapha	72
5.5. Family Surphidae	75
5.6. Family Dryomyzidae	75
5.7. Family Chloropidae	76
5.8. Family Muscidae	77
Chapter 6. A general characterization of the genital muscles of some flies and the transformation of their complexes	78
6.1. The muscles of the preabdomen and their possible connection with musculature of the genitalia	78
6.2. The muscles of the epandrium (the proctiger and the cerci)	82
6.3. The muscles connecting the genitalia with the pregenital segment	82
6.4. The tergosternal muscles	83
6.5. The muscles of the hypandrium, basistyli and dististyli	83
6.6. The muscles of the aedeagal complex	83
Conclusions	89
Literature	160

О. Г. Овчинникова

**МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ
САМЦОВ ДВУКРЫЛЫХ
BRACHYCERA-ORTHORRHINA**

Труды Зоологического института АН СССР

Том 190

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1989 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник С. Е. Станкевич
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 13.02.89. М-34029. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Бумага тип. Гарнитура литер. Печ. л. 10,5. Уч.-изд. л. 10,0. Тираж 600 экз.
Заказ № 273. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР. 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата. 191104, Ленинград, Литейный пр., 55